

Die Strukturanalyse der Gefiederfolgen von
Megapodius freyc. reinw.
und ihre Beziehung zu der Nestlingsdune
der Hühnervögel

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH- NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Renate BECKER

aus Godesberg (Deutschland)

Mit 65 Textabbildungen und 4 Tafeln.

1959

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1958

Die Strukturanalyse der Gefiederfolgen von
Megapodius freyc. reinw.
und ihre Beziehung zu der Nestlingsdune
der Hühnervögel

INAUGURALDISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH- NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

VON

Renate BECKER

aus Godesberg (Deutschland)

Mit 65 Textabbildungen und 4 Tafeln.



*Genehmigt von der Philosophisch-naturwissen-
schaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Pro-
fessoren A. Portmann und R. Geigy.*

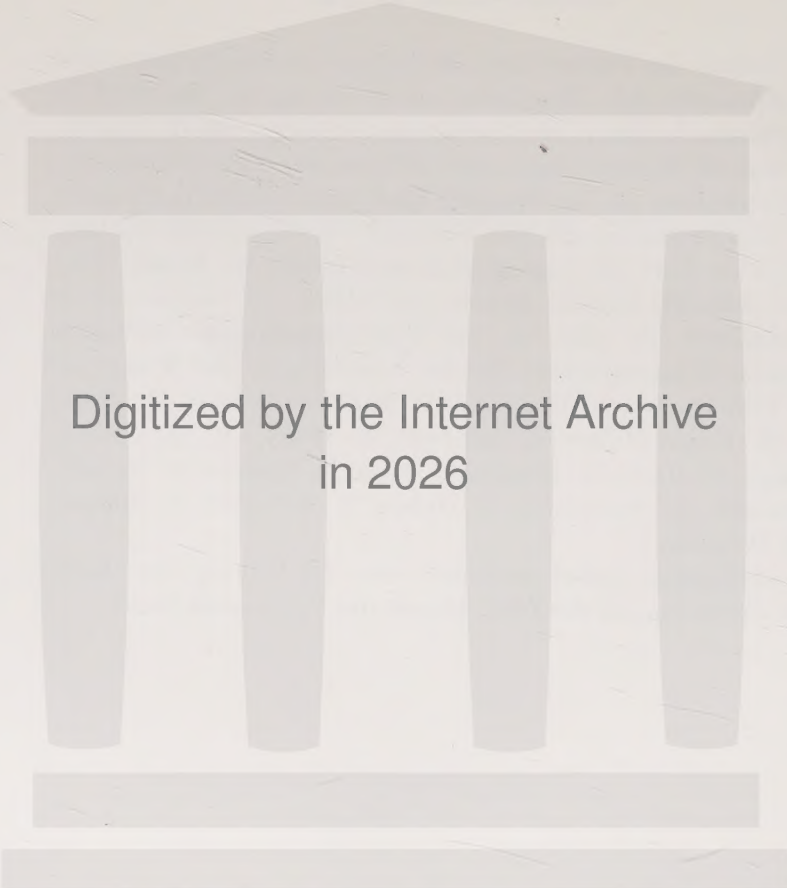
Basel, den 18.11.1958.

Prof. Kuno MEYER,
Dekan.

CURRICULUM VITAE

Als Tochter des Pfarrers Otto Becker aus Godesberg und seiner Gattin Elisabeth, geb. Haarbeck, wurde ich am 26. Mai 1927 in Essen geboren. In Essen und Garbenheim besuchte ich die Primarschule und in Wetzlar legte ich 1947 an der Lotte-Schule die Maturitätsprüfung ab. Im Frühling 1948 immatrikulierte ich mich an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Giessen und besuchte dort die Vorlesungen und Kurse der Herren Professoren: Schmid, Ullrich, Küster und Hahn. Im Sommer 1950 immatrikulierte ich mich an der Phil. Naturwissenschaftlichen Fakultät in Basel und besuchte die Vorlesungen und Kurse der Herren Professoren und Dozenten: P. Buchner, F. Buri, H. Erlenmeier, M. Geiger-Huber, J. Gantner, R. Geigy, E. Handschin, H. Hediger, E. Heitz, K. Jaspers, H. Kunz, M. Lüscher, H. Nuesch, A. Ostrowski, A. Portmann, E. Sorkin, K. Schefold, A. Speiser, L. v. d. Waerden.

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn Prof. A. Portmann, an der Zool. Anstalt der Universität Basel.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546712_0091

Die Strukturanalyse der Gefiederfolgen von *Megapodius freyc. reinw.* und ihre Beziehung zu der Nestlingsdune der Hühnervögel

von

Renate BECKER

aus Godesberg

Mit 65 Textabbildungen und 4 Tafeln.

INHALTSVERZEICHNIS

Einleitung	413
I. Material, Methode und Begriffe	414
II. Morphologischer Teil	417
A. Der Zusammenhang von Dune und Juvenilfeder im Vergleich zum Mauserprozess	417
a) Historisches	417
b) Eigene Untersuchungen	419
c) Phylogenetische Bedeutung	430
B. Die Erstlingsfeder von <i>Megapodius freyc. r.</i> als Konturfeder	433
a) Makroskopischer Vergleich	433
1. Die Erstlingsfeder im Vergleich zur Juvenil- und Adultfeder, als typische Konturfedern	433
2. Die Erstlingsfeder im Vergleich mit einer Rebhuhndune, als Beispiel einer typischen Nestlingsdune	438
3. Die Körperdunen	441

b) Mikroskopische Strukturanalyse dieser vier Federn	442
1. Die Struktur des Fahnenteils	442
Der erste Ramus der Federspitze einer Erstlings-, Juvenil- und Adultfeder	442
Der erste Ramus der Erstlingsfeder im Vergleich mit den homologen Rami der Juvenil- und Adultfeder	452
Der distale Fahnenteil der Fahnen/Dunenrami der Erstlings-, Juvenil- und Adultfeder	458
Der Fahnenteil der Rebhuhndune	462
2. Die Struktur des Dunenteils.	466
Erstlingsfeder	466
Adultfeder	469
Juvenilfeder	471
Nestlingsdune des Rebhuhns	476
C. Die Unterschiede der Erstlingsfeder in den verschiedenen Körperregionen	478
a) Rücken	478
b) Kopf	480
c) Bürzel	484
d) Flanke und Bauch	492
e) Flügel	493
III. Die theoretische Bedeutung der Erstlingsfeder für die Feder-morphologie	497
A. Die einzelnen Elemente des Federaufbaues	497
a) Pennulumzellen	500
b) Differenzierungszellen	500
c) Basalstück	501
d) Haken-Bogenradien	501
e) Dunenradien	502
B. Die Deckfeder	508
C. Die Nestlingsdune	509
IV. Die phylogenetische Bedeutung der Erstlingsfeder von <i>Megapodius freyc. r.</i> und der Zusammenhang von Nestlingsdune und Juvenilfeder mit anschliessender Diskussion	511
V. Zusammenfassung	518
Abkürzungen	523
Literaturverzeichnis	524

EINLEITUNG

Der Gruppe der *Megapodiden* ist im Laufe der Untersuchungen an der Zoologischen Anstalt in Basel schon eine mehrfache Beachtung geschenkt worden, vor allem haben die vergleichenden Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung der Vögel die evolutive Bedeutung der Megapodiden für die Vogelontogenese gezeigt, und Cerebralisationsstudien haben die Vorstellung einer basalen systematischen Position der Gruppe befestigt.

Die Jungvögel der Megapodiden sind den Erwachsenen sehr ähnlich und besitzen als einzige Vogelgruppe beim Verlassen des Eies schon ein Konturfederkleid. Die morphologische Wertigkeit und der eingehende Vergleich dieses ersten Federkleides mit den adulten Konturfedern und den Nestlingsdunen der übrigen Nestflüchter sind der Gegenstand dieser Untersuchungen.

Die Deutung dieses ersten Federkleides hat seit STUDER (1877) bis zu BLASZYK (1935) zu verschiedenen Kontroversen geführt. STUDER ging von der Überzeugung aus, es müsse ein Dunenkleid vorangehen und meinte, dass das embryonale Dunenkleid, das wir sonst bei den Nestlingen der Vögel finden, bei den Megapodiden schon im Ei abgestossen wird, um dem definitiven Gefieder Platz zu machen, das beim Verlassen des Jungvogels aus dem Ei in Erscheinung tritt. Aus den Beobachtungen von BLASZYK und auch aus eigenen Untersuchungen an den Embryonen verschiedenen Alters geht hervor, dass diese Auffassung STUDERS auf einem Irrtum beruht. Das erste Federkleid der Megapodiden, das im Ei angelegt wird, besteht aus Konturfedern, die dann nach dem Schlüpfen dem Jungvogel ein dem Altvogel sehr ähnliches Erscheinungsbild geben. Damit ist diese Kontroverse heute als gelöst zu betrachten.

Trotz der grossen Beachtung, die der Jungvogel von *Megapodius* gefunden hat, ist das erste Federkleid nie morphologisch genau untersucht worden. Man hat nur rein makroskopisch die, gegenüber anderen Federn, sehr grosse Ausdehnung des Dunenteils und den lockeren Aufbau der Fahne beachtet. In dieser Arbeit soll daher die genaue morphologische Struktur dieser Erstlingsfeder untersucht werden und durch den Vergleich mit einer für Hühner

typischen Nestlingsdune einerseits und einer *Megapodius* Adultfeder anderseits die morphologische Wertigkeit der Vergleichspartner bestimmt werden. Die Nestlingsdune hat in ihrer phylogenetischen Stellung eine mannigfache und verschiedene Deutung erfahren.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. PORTMANN danke ich herzlich für die Förderung meiner Arbeit durch stetes Interesse, reiche Anregungen und wertvolle Kritik, ebenso für die Überlassung von Material aus der Sammlung der Zoologischen Anstalt Basel.

Durch das grosse Entgegenkommen von Herrn Prof. Dr. E. HANDSCHIN, Vorsteher des Basler Naturhistorischen Museums, war es mir möglich, Bälge von *Megapodius freyc. reinw.* für meine Zwecke zu bearbeiten. Ihm, sowie Herrn Dr. E. SUTTER, der mir freundlicherweise auch seine *Megapodius*-Embryonen zur Verfügung stellte und mir beim Bestimmen der Art sehr behilflich war, möchte ich herzlich danken dafür.

I. MATERIAL, METHODE UND BEGRIFFE

Für diese Arbeit standen 2 zwei-tägige Exemplare von *Megapodius f. r.*, ein Balg und ein in Formol fixiertes, zur Verfügung und ferner ein adulter Balg aus dem Naturhistorischen Museum von Basel. Ausserdem benützte ich für die Beschreibung der übrigen *Megapodius*-Arten, die im Museum ausgestellten Exemplare der Megapodiden. Als Vergleichsmaterial verwendete ich Nestlinge von Phasianiden aus der Sammlung der Zoologischen Anstalt, Formolmaterial und Bälge, und ebenfalls Bälge adulter Rebhühner.

Für die Untersuchung wurden die Federn einzeln aus den verschiedenen Körperregionen mit einer Pinzette gerupft, zur Reinigung mehrmals in Alkohol geschüttelt und zum schnellen Trocknen noch kurz in Aether-Alkohol gelegt. Die einzelnen Federn wurden auf einen Objektträger gebracht und mit einem Deckglas, das mit Plastilinfüsschen versehen wurde, bedeckt. Für die genaue Umrisszeichnung und die Winkelmessungen zwischen Ramus und Schaft, wurden diese nur in Luft eingebetteten Federn in einen photographischen Vergrösserungsapparat gelegt. So war

es einfach, die Rami abzubilden und ein genaues Umrissbild der Federn darzustellen. Für die Winkelmessungen zwischen Ramus und Radius wurden die Rami unter einem Binokular einzeln abgetrennt und unter Deckglas gebracht. Auch sie wurden nur in Luft eingebettet und dann unter ein M20 Wildmikroskop gebracht. So konnte man mit dem Zeichnungsapparat exakt die einzelnen Radien nachzeichnen. Für die genaue Strukturanalyse der Radien wurden die Rami an ihrer Spitze und Basis auf einen Objektträger mit Cementit festgeklebt und die Radien unter dem Binokular der Reihe nach einzeln mit einer Uhrmacherpinzette vom Ramus abpräpariert und auf einen Objektträger in Reihen nebeneinander gelegt. So war es möglich die Radien genau nach ihrer Lage am Ramus zu bestimmen und ihre Struktur mikroskopisch zu untersuchen. Auch diese Radien wurden nur in Luft eingebettet und durch mit Plastilinfüsschen versehene Deckgläschen bedeckt. Für die Untersuchungen der Übergangszone zwischen Dune und Juvenilfeder und zweier sich in der Mauser befindlichen Federn wurden zum Teil Luftpräparate gemacht und zum Teil Canadabalsam als Einbettungsmittel verwendet. Für die Herstellung von Schnitten wurden die an sich farblosen Übergangszonen mit Gentionviolett angefärbt und dann in einem Paraffin-Stearin-Gemisch eingebettet. Die Schnitte wurden nachher nicht mehr gefärbt, sondern nach dem Trocknen einfach in Glyceringelatine eingebettet. Die Photographien wurden mit dem Photoaufsatz des M 20 Wild-Mikroskopes gemacht.

Die Bezeichnungen der einzelnen Teile einer Feder möchte ich hier kurz in einem Schema darstellen. Dabei sollen die in der bisherigen Literatur verwendeten Begriffe noch einmal angeführt und einige wenige neue Bezeichnungen eingeführt werden. Die Begründung für die Bildung dieser neuen Begriffe folgt in einem abschliessenden Kapitel, für die bisherigen Bezeichnungen halte ich mich an STRESEMANN (1927) und SICK (1937). (Fig. 1.)

Jeder Feder ist basal mit dem Calamus (Spule oder Kiel) in die Haut eingesenkt. Der Kiel setzt sich distalwärts fort in den mit Markzellen ausgefüllten Schaft (die Rhachis), von der rechts und links die Rami (Äste) in einem spitzen bis stumpfen Winkel abgehen. An den Rami setzen ebenfalls rechts und links feine Radien oder Strahlen an, welche Fortsätze ausgebildet haben. Die Seite des Ramus, die zur Federspitze hin liegt ist die distale Ramusfahne

mit den Distalradien und die Seite, die der Federbasis zu liegt, die proximale Ramusfahne mit den Proximalradien. Am distalen Ende der Spule teilt sich die Feder in Schaft und Afterschaft.

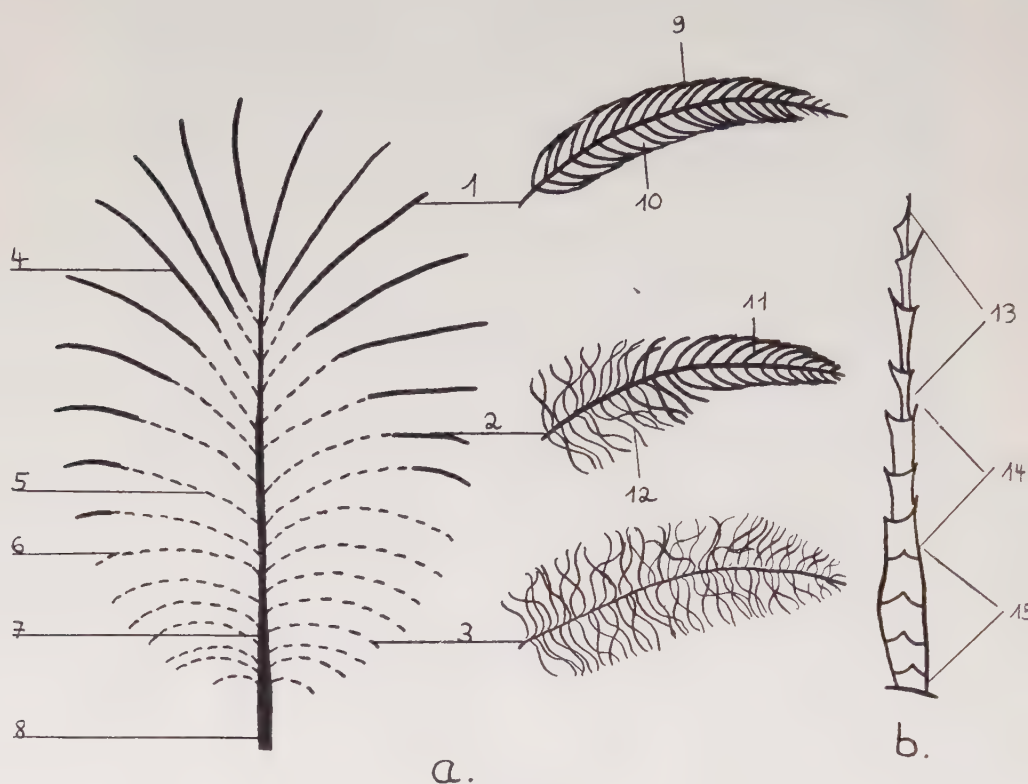


FIG. 1.

a) Grundform der Konturfeder. b) Radiusgrundform.

1. reiner Fahnenramus. 2. Fahnen/Dunenramus. 3. reiner Dunenramus. 4. Fahnenteil. 5 u. 6. Dunenteil. 7. Rhachis = Schaft. 8. Calamus = Spule. 9. distale Ramusfahne. 10. proximale Rahmusfahne. 11. Fahnenradius. 12. Dunenradius. 13. Pennulum. 14. Differenzierungszone. 15. Basalstück.

Letzterer liegt immer auf der Ventralseite der Feder und ist kleiner als der Hauptschaft. Auch am Afterschaft setzen rechts und links die Rami mit ihren meist dunigen Radien an, nur die distalen Enden der Rami tragen Radien mit Fahnenstruktur. Diese Definitionen der Hauptteile einer Feder sind in den meisten Lehrbüchern und Federuntersuchungen zu finden.

II. MORPHOLOGISCHER TEIL

A. DER ZUSAMMENHANG VON DUNE UND JUVENILFEDER IM VERGLEICH ZUM MAUSERPROZESS.

a) *Historisches.*

Gegenwärtig stehen 2 verschiedene Auffassungen über den Zusammenhang von Dune und Juvenilfeder einander gegenüber. Ein Teil der Forscher sieht in der Dune ein erstes, selbständiges Federindividuum; das eine erste Federgeneration repräsentiert und durch einen der Mäuser entsprechenden Unterbruch von der nachfolgenden Juvenilfeder getrennt ist.

Viel verbreiteter ist aber die zweite Ansicht, welche das Dunenkleid der jungen Nestflüchter und vieler Nesthocker als Spitze der nachfolgenden Juvenilfeder beurteilt. Folgen wir dieser Ansicht, so bildet die Federspitze mit der Juvenilfeder zusammen ein Federindividuum und die erste Federgeneration. Die Spitze der Federanlage differenziert sich früh in der Embryonalzeit zu einer besonderen Dunenstruktur und erscheint an der Körperoberfläche als Nestlingsdune. Sie besteht aus einem Bündel von Federästen, ohne besonderen Schaft, welche durch die Hornscheide der darunter bereits angelegten Juvenilfeder zusammengehalten werden. Nach einem kurzen Wachstumsunterbruch wächst die eigentliche Feder weiter und schiebt dabei das Dunenbündel über die Hautoberfläche hinaus. Dabei löst sich die Hornscheide auf und die einzelnen Äste bleiben mit den Spitzen der nachrückenden Federäste noch eine Zeit lang in Zusammenhang, bis sie durch Abnützung abfallen. Die dunig umgewandelte Federspitze bezeichnete man als das Neoptil, welches mit der nachfolgenden Juvenilfeder, dem Teleoptil zusammen ein Federindividuum, die erste Federgeneration bildet. Bei der Erneuerung des Gefieders während der Mauser, werden die alten Federn abgestossen und aus der gleichen Federanlage bildet sich eine neue Feder, die eine neue Federgeneration darstellt. So wird auch in der Mauser die Juvenilfeder von einer Adultfeder ersetzt, die dann die neue, zweite Federgeneration bildet.

Dem Zusammenhang von Dune und Juvenilfeder ist schon sehr früh grosse Beachtung geschenkt worden. DAVIES und LANDOIS

schreiben 1888, dass die Dune nur die Spitze der nachfolgenden Feder sei: „... sie sind die Endigungen der oberen Strahlen der sich nachschiebenden Umrissfeder. Von einem Nestdunenkleide im eigentlichen Sinne darf nicht mehr die Rede sein“ (LANDOIS an Tauben u. anderen Beispielen).

JONES (1907) stellt ausführlich die verschiedenen Stadien des Zusammenhanges von Dune und Juvenilfeder dar. Er sieht in der direkten Fortsetzung der Dunenrami in die Juvenilfederrami einen Beweis für die Einheit von Dune und Juvenilfeder und behauptet, dass ein Schaft und ein Calamus nie ausgebildet werden. Die Schaft- und Spulenbildung der Ente sieht er als Sondersituation an, die zwischen Dune und Konturfeder steht. Seine Untersuchungen machte er an *Sterna*, *Larus*, *Gallus*, *Hausente* und *Merula*.

SCHAUB (1912) hat auf Grund ausgedehnter Untersuchungen dargestellt, dass „jedes Neoptil der Vorläufer einer definitiven Feder ist. Diese Federn bilden eine Einheit, ein einziges Federindividuum. Die Neoptile sind die Spitzen der ersten Federgeneration und werden ontogenetisch durch einen Wachstumsunterbruch, der meist in die Zeit vor und nach dem Ausschlüpfen fällt, von dieser getrennt. Der Unterbruch hat eine sekundäre Spulenbildung zur Folge, die verschiedene Grade der Ausbildung zeigt, je nachdem sie oberhalb oder unterhalb der Schaftspitze eintritt.“ Bei der Beschreibung der Hühnervögel aber sagt er: „Allerdings scheint die Abtrennung des terminalen Teiles stärker zu sein, als dieses bei gewöhnlichen Nestdunen der Fall ist und sich mehr den bei Anseres beobachteten Verhältnissen zu nähern. ... am deutlichsten fand ich dieses Rohr (Spule) an den Retrices von *Gallus* ausgebildet, wo es vollkommen der Spule der *Anseres* gleicht.“ SCHAUB setzt den Grad der Spulenbildung in Korrelation mit der Länge der Wachstumsunterbrechung, sieht aber in der Spulenbildung der Nestdune eine sekundäre Bildung. Hierauf muss ich weiter unten noch eingehen.

In vielen späteren Arbeiten ist diese Beurteilung des Zusammenhanges von Dune und Juvenilfeder zu finden, so bei BLASZYK (1935), STRESEMANN (1927), PORTMANN (1938), TUCKER (1938), NELSON (1953), DE BEER (1956), MAYAND (Traité).

Wie schon vorher erwähnt, steht dieser Auffassung entgegen die von BOAS (1931). Er beschreibt die Erstlingsfeder (Dune) als selbständige Federgeneration. „Und ein Zusammenhang zwischen

zwei aufeinanderfolgenden Federn kann auch bei späteren Feder-generationen gefunden werden. Wenn man die Erstlingsfeder als eine Endpartie der nachfolgenden Feder auffasst, muss man konsequenterweise auch alle folgenden Federgenerationen aus derselben Federscheide als zusammen eine Feder auffassen.“ BOAS geht also in seiner Beurteilung der Nestdune vom Vergleich mit zwei sich folgenden Konturfedern aus. Er berichtet aber nicht davon, wieweit er diese Ergebnisse selber nachgeprüft hat.

KLEE hat 1886 schon den festen Zusammenhang zwischen alter und neuer Feder bei der Mauser festgestellt und mit dem zwischen Dune und Juvenilfeder verglichen. Er hat seine Beobachtungen hauptsächlich an *Anas boschas* gemacht, aber noch an vielen anderen Beispielen. Auch BROMAN (1941) schliesst sich der Meinung von BOAS an, und betrachtet das Neoptil als erste Federgeneration, nach Untersuchungen an *Hirundo* und verschiedenen Nesthockern und *Gallus*.

Entsprechend äussert sich LILLIE (1952) anlässlich seiner Untersuchungen über die Entstehung der Juvenilfeder und der Feder, die sich nach der Mauser bildet, aus der gleichen Dermalpapille: „With the formation of the last pulp cap in the calamus of the down feather, there remains at the base of the follicle a small hillock of dermal cells with an epidermal covering which is the germ of the juvenil feather. A similar dermal papilla is left in the follicle when later feathers are moulted...“

Angesichts der sich widersprechenden Auffassungen will ich versuchen, durch neue Beobachtungen eine Klärung zu erreichen. Es geht also um die Frage, ob die Nestlingsdune, das Neoptil, mit der Juvenilfeder, dem Teleoptil, zusammen ein Federindividuum und beide zusammen die erste Federgeneration bilden, oder ob beide als zwei getrennte Federindividuen zu betrachten sind.

b) *Eigene Untersuchungen.*

Um diese Frage nach der Dune als erster Federgeneration klären zu können, muss man von den Verhältnissen zweier sich folgender Federn bei der Mauser ausgehen, weil hier kein Zweifel besteht, dass jede Feder, die in der Mauser aus demselben Federfollikel durch eine neue Feder ersetzt wird, ein eigenes Federindividuum bildet, und eine selbständige Federgeneration darstellt.

Man muss also die Übergangszone zwischen Nestlingsdune und Juvenilfeder mit der zweier Konturfedern während der Mauser vergleichen, um den Vergleich mit der Dunenbildung vorzubereiten.

Bei den gerupften Deckfedern eines *Rebhuhns*, das sich gerade in der Mauser befand, waren einige Federn an ihrer Basis fest mit

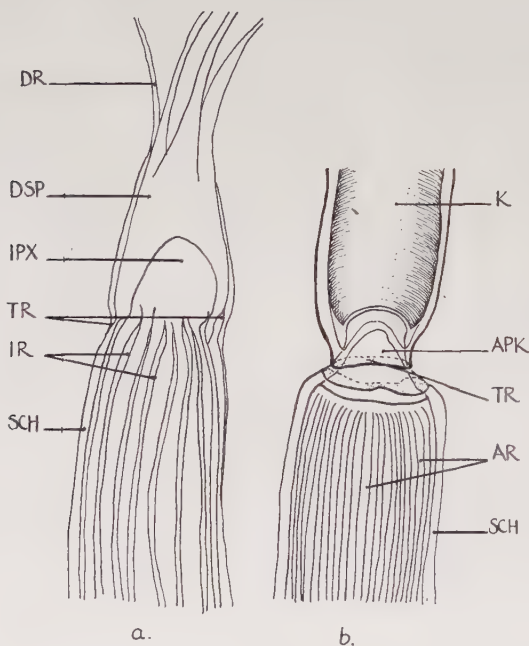


FIG. 2. — *Perdix perdix*.

- a) Zusammenhang von Dune und Juvenilfeder;
 b) Zusammenhang von zwei adulten Federn während der Mauser.

der Spitze der neuen nachfolgenden Feder verbunden. Von solchen Federn wurden Totalpräparate und Längsschnitte der Übergangszone gemacht. Sie zeigen, dass die Pulpakappe der neuen Feder in die Spulenbasis der ausfallenden Feder hineinragt. Die Spitzen der neu sich bildenden Rami liegen deutlich abgegrenzt an der Basis der Pulpakappe (Fig. 2 b). Die Spule der alten Feder und die neue Feder stehen durch eine gemeinsame äussere Schicht miteinander in Verbindung (Fig. 3). Bei Längsschnitten durch die Mitte der Übergangszone ist eine deutliche Grenze zwischen der alten Spule und der Pulpakappe sichtbar, und der Beginn der Ramibildung an

der Basis der Pulpakappe. Liegt der Schnitt etwas weiter der Peripherie zu, von der Mitte entfernt, so sieht man die gemeinsame Schicht, die um die Pulpakappe liegt, und die zwei Federn miteinander verbindet. Auch hier ist die Pulpakappe aus mehreren Schichten aufgebaut.

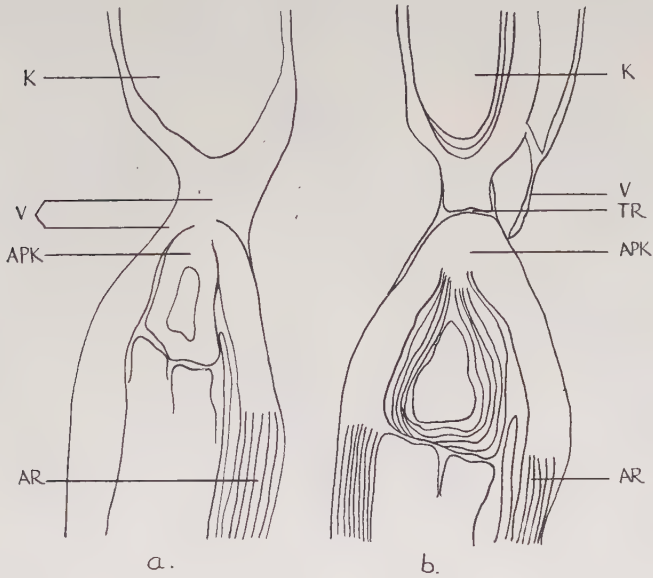


FIG. 3. — *Perdix perdix*.

Längsschnitt durch die Übergangszone von zwei sich aufeinander folgenden Adultfedern im Mauserprozess.

- a) Schnitt zwischen Federscheide und Federmitte;
b) Schnitt durch die Federmitte.

Bei Federn der *Stockente*, die sich in der Mauser befanden, konnte ich die gleichen Beobachtungen machen.

Dass bei der Mauser sowohl die alte, ausfallende Feder, wie die neue sich bildende Feder gestaltlich ein Individuum für sich ist, darüber besteht wohl kein Zweifel, obwohl beide Federn in so engem Zusammenhang stehen. Diese Feststellung, so selbstverständlich sie erscheint, ist wichtig für die Deutung der Nestlingsdunen.

In welchem Zusammenhang steht nun die Nestlingsdune mit der nachfolgenden Konturfeder? Um dies zu prüfen, untersuchte ich Federn von Jungvögeln verschiedener *Phasianiden*, bei denen

die nachfolgenden Juvenilfedern schon über der Haut sichtbar waren, deren Spitzen aber noch mit der Nestlingsdune in Zusammen-

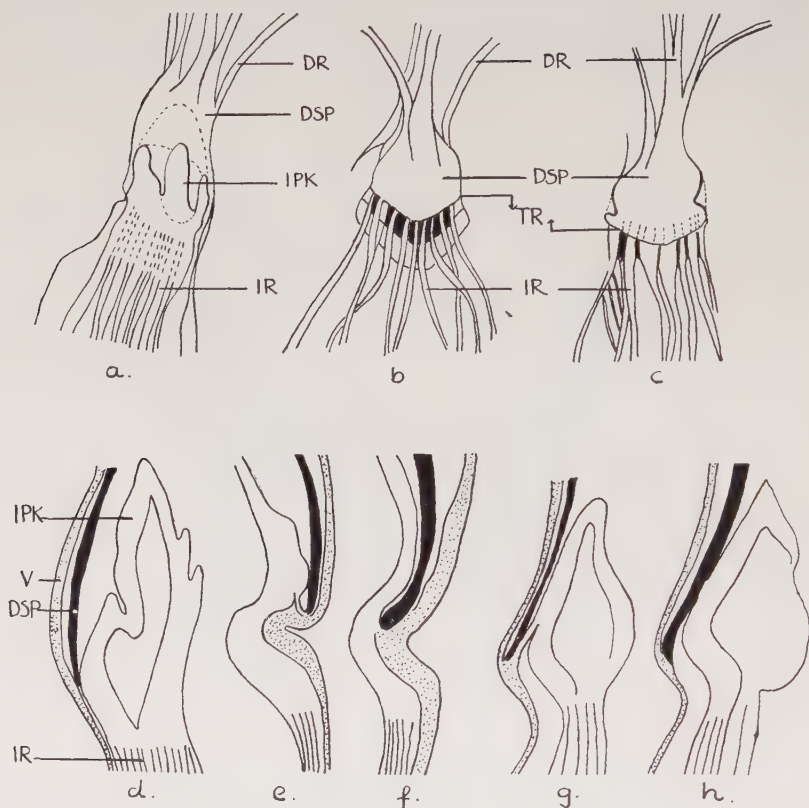


FIG. 4. — *Perdix p.*

Aufgeschnittene Totalpräparate der Übergangszone Dune-Juvenilfeder.
a, b, dorsal; c, ventral; d—h, Übergangszone nach Längsschnitten.
Zusammenhang der Dunenspule mit der Spitze der Juvenilfeder.

menhang standen. Zur Untersuchung der Übergangszone von Dune zu Juvenilfeder wurde die Federscheide entfernt und

1. Totalpräparate in Canadabalsam angefertigt,
2. die eine Hälfte des Dunencalamus abpräpariert, sodass die Pulpakappe in Zusammenhang mit der Dunenspule sichtbar wurde,
3. wurden Längsschnitte durch diese Zone hergestellt.

Die Untersuchung ergab bei *Perdix perdix*, dass die Büscheldune mit ihrem Calamus der Spitze der nachfolgenden Juvenilfeder aufsitzt. Beide Komponenten sind durch eine äussere Hülle miteinander verbunden, sodass die Pulpakappe der Juvenilfeder in den Dunencalamus hineinragt und an einer Stelle, an der Basis des Calamus, mit diesem verwachsen ist (Fig. 2 a, 4 a, d—h). Diese Verwachsungsstelle wird beim Herauspräparieren der Pulpakappe aus der Dunenspule deutlich sichtbar als eine Abrisstelle (Fig. 4 b,

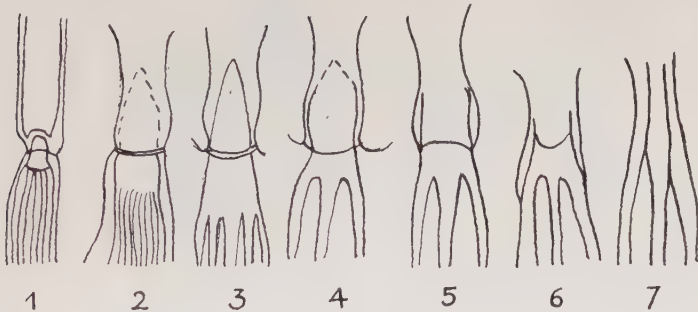


FIG. 5. — *Perdix p.*

Zone des Wachstums- und Differenzierungsunterbruches zwischen Dune und Juvenilfeder (Schema).

1. adulte Mauser; 2—5. Deckfeder; 6, 7. Schwungfeder.

c). Die Rami der Juvenilfeder enden auf der äussersten Schicht der Pulpakappe und innerhalb derselben. Sie stehen nicht in Verbindung mit den Rami der Büscheldune, die oberhalb der Spule enden (Fig. 2 a). Die Spule selber ist ein homogenes Rohr, das sich durch eine deutliche Einbuchtung von der Spitze der Juvenilfeder absetzt. Die Nestlingsdune mit ihrem Calamus bildet ein Federindividuum für sich und ist durch einen Wachstums- und Differenzierungsunterbruch von dem Beginn des Wachstums der Juvenilfeder getrennt. Diese Strecke, d. h. letztlich die Zeitspanne des Wachstumsunterbruchs, ist je nach der Lage der Feder am Körper sehr verschieden (Fig. 5 u. 6). Am Flügel z. B. ist sie sehr kurz, wodurch der Zusammenhang von Dunen- und Juvenilfederrami entsteht. Bei einem Unterbruch des Wachstums und der Differenzierung bildet sich also eine Spule aus an der Basis der Dunenrami, in die die Pulpakappe der Juvenilfeder hineinragt, an deren Basis die Bildung der Juvenilfederrami neu einsetzt (Fig. 2 a, 7, pl. I).

Die Rami sind fest mit der Pulpakappe in Verbindung und nicht mit dem Calamus der Dune. Die Pulpakappe ist aus einzelnen Lamellen aufgebaut, in denen die Rami der Juvenilfeder enden (Fig. 7). Das Wachstum der Dunenrami findet nicht seine direkte



FIG. 6. — *Perdix p.*

Zone des Wachstums- und Differenzierungsunterbruches zwischen Dune und Juvenilfeder nach Totalpräparaten.

1. Schwungfeder; 2—8. verschiedene Stadien bei Deckfedern.

Fortsetzung in dem der Juvenilfederrami, sondern die Nestlingsdune ist ein Federindividuum für sich, das man von dem der Juvenilfeder trennen muss. Die gleichen Beobachtungen kann man auch bei anderen Gruppen der Phasianiden machen. Bei *Caccabis*

rufa liegt die Federseele der Dune deutlich abgegrenzt über der Pulpakappe der Juvenilfeder, innerhalb derer die distalen Enden der neuen Feder sichtbar sind. Auch auf den Längsschnitten ist die Dune mit ihrem Rami deutlich getrennt von der Juvenilfeder

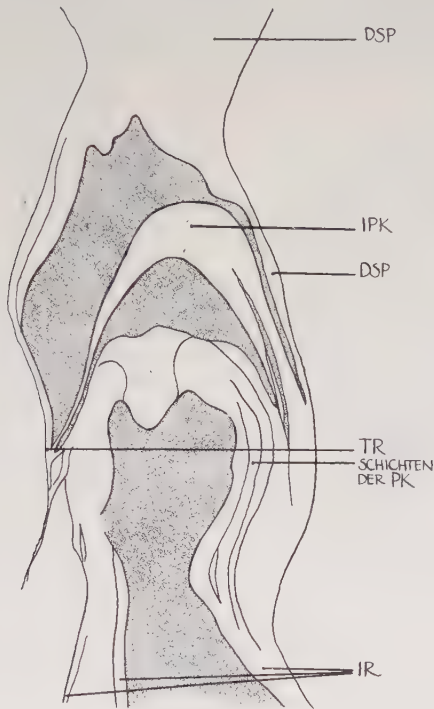


FIG. 7. — *Perdix p.*

Längsschnitt durch die Übergangszone
zwischen Dune und Juvenilfeder.
(Zeichnung E. Sandmeier.)

(Fig. 8 u. pl. I d). Der Calamus der Nestlingsdune setzt sich bei *Phasianus colchicus* klar durch einen Knick von der Spitze der Juvenilfeder ab. Die Rami der letzteren Feder bilden sich auch hier erst an der Basis der Pulpakappe, die in die Dunenspule hineinragt (Fig. 9). Auch bei *Coturnix* fand ich den gleichen Zusammenhang von Dune und Juvenilfeder (Fig. 10). Bei *Gallus domesticus* war gleichfalls keine Fortsetzung der Dunenrami in die der Juvenilfeder zu beobachten. Auf den Totalpräparaten sieht

man deutlich die Spitzen der Juvenilfederrami innerhalb der Pulpakappe liegen (Fig. 11 u. pl. I c).

Alle diese Beispiele zeigen, dass bei einem Wachstumsunterbruch von mehreren Tagen, die Büscheldune einen Calamus ausbildet, der ein homogenes Rohr darstellt und auf der Spitze der Juvenilfeder sitzt. Diese letztere aber ist als Federindividuum von der Nestlingsdune zu trennen.

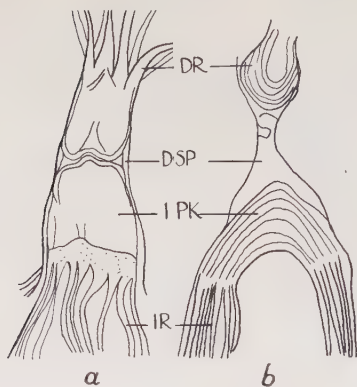


FIG. 8. — *Caccabis rufa*.

a) Totalpräparat; b) Längsschnitt.

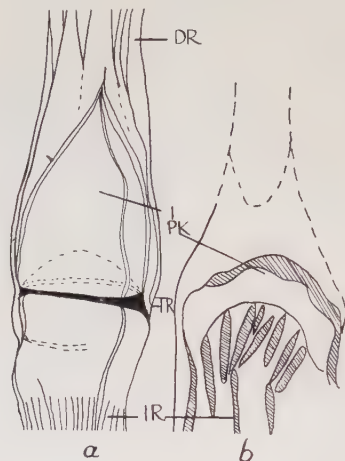


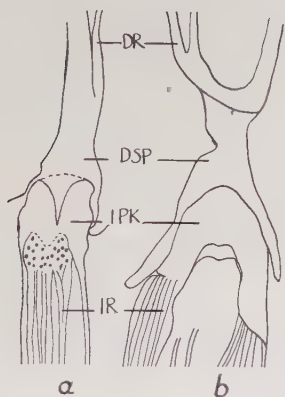
FIG. 9. — *Phasianus colchicus*.

a) Totalpräparat; b) Längsschnitt.

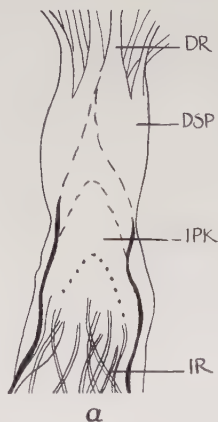
Vergleicht man nun die Totalpräparate und Längsschnitte einer Übergangszone zwischen zwei Federn während der Mauser mit der zwischen Dune und Juvenilfeder, so kann man, wie ich oben dargestellt habe, bei beiden sehr ähnliche, sich entsprechende Verhältnisse beobachten (Fig. 2, 3 u. pl. I a, b). Ich wiederhole noch einmal die wichtigsten dieser Entsprechungen.

Bei beiden ragt die Pulpakappe der neuen Feder in den Calamus der alten Feder hinein, an der Basis der Pulpakappe beginnt die Bildung der Rami der neuen Feder. Der Differenzierungsbeginn der Rami der neu sich bildenden Feder ist bei der Konturfeder des Adultvogels und der Juvenilfeder verschieden. Bei der Konturfeder ist diese Zone der Ramispitzen scharf abgegrenzt, die Differenzierung setzt also sofort voll ein, während es bei der Juvenilfeder ein allmähliches Einsetzen der Differenzierung der Rami ist, sodass eine nicht so scharf abgegrenzte Linie der distalen Ramienden

entsteht. Alte und neue Feder stehen bei beiden durch eine äussere Schicht miteinander in Verbindung. Die Grenze zwischen der ausfallenden Feder und der Spitze der neuen Feder ist bei der Mauser deutlicher als zwischen Dune und Juvenilfeder, weil der Wachstumsunterbruch bei der ersteren länger ist. Auf der verschiedenen Länge des Wachstumsunterbruches beruht auch der Stärkegrad des Zusammenhangs zwischen Dune und Juvenilfeder. Hierin

FIG 10. — *Coturnix coturnix*.

a) Totalpräparat; b) Längsschnitt.

FIG. 11. — *Gallus domesticus*.

stimme ich mit SCHAUB überein, dass je kürzer der Wachstumsunterbruch ist, um so schwächer die Spulenbildung. Aber ich sehe die Spulenbildung als primär an und nicht wie Schaub als sekundär. Der Zusammenhang von Dunenrami und Juvenilfederrami ist dagegen sekundär (Fig. 5). (Definition von primär und sekundär nach BURCKHARDT.)

Die Begründung für diese Beurteilung der Spulenbildung zwischen Dune und Juvenilfeder liegt in der Untersuchung über die Erstlingsfeder von *Megapodius*. Die Jungvögel der Megapodiden sind die einzigen Nestflüchter, die beim Verlassen des Eies kein Dunenkleid tragen. Wie schon BLASZYK (1945) nachgewiesen hat, ist dieses Konturfederkleid die erste Federgeneration der Megapodiden, dem kein Dunenkleid vorausgeht, das etwa im Ei abgestossen würde wie STUDER (1877) angenommen hat. Auch ich habe an verschiedenen embryonalen Stadien Federn mit ihrer

Scheide gerupft und nach dem Entfernen der Scheide mit dem Binokular festgestellt, dass diese die gleichen Konturfedern sind, die man beim geschlüpften Jungvogel beobachtet.

In den folgenden Kapiteln wird im Einzelnen nachgewiesen, dass die Erstlingsfeder von *Megapodius* ihrer Struktur nach eine echte Konturfeder ist, mit distalem Fahnteil, einem besonderen Sichtbarkeitsbereich und basalem Dunenteil. Um festzustellen, ob diese ersten Federn mit einem gut ausgebildeten Calamus in der Haut liegen, habe ich ein Stück Haut des Jungvogels entfernt und daraus die Federn mit ihrem Calamus sorgfältig präpariert und folgendes Ergebnis erhalten: Die Erstlingsfeder von *Megapodius* liegt mit einer vollständigen Spule, wie wir sie auch bei anderen Konturfedern finden, z. B. denen von *Perdix*, im Hautfollikel. Sie ist also auch in Bezug auf die Ausbildung eines vollständigen Calamus als echte Konturfeder zu beurteilen und als erste selbstständige Federgeneration, die von der nachfolgenden Juvenilfeder durch eine Mauser ersetzt wird. Zwischen beiden liegt ein langer Wachstumsunterbruch.

In dem direkten Entwicklungsweg der Feder von *Megapodius*, von der embryonalen Anlage zur funktionsfähigen Adultfeder, haben wir den einfachsten Entwicklungsweg zu sehen.

Als Vergleich zum ersten Federkleid von *Megapodius freyei* betrachten wir das einiger frischgeschlüpfter *Phasianiden*: von *Perdix perdix*, *Caccabis rufa*, *Phasianus colchicus*, *Coturnix coturnix* und *Gallus domesticus*. Die Erscheinung z. B. eines frischgeschlüpften Rebhuhns, zeigt ein ganz anderes Bild als das von *Megapodius*. Die jungen *Phasianiden* sind vollständig mit einem Dunenkleid bedeckt, und erscheinen nicht wie *Megapodius* als verkleinerte Ausgabe des adulten Vogels. Die morphologische Struktur einer Nestlingsdune wird am Beispiel von *Perdix* im folgenden Kapitel beschrieben und ihre Unterschiede zum Konturfedercharakter der *Megapodius*-Erstlingsfeder dargestellt.

Bei den *Phasianiden* ist also das erste Federkleid ein Dunenkleid. Der Wachstums- und Differenzierungsstillstand setzt hier viel früher ein wie bei *Megapodius*, nämlich schon nach der Ausbildung des distalen Teiles der Erstlingsfeder. Deren obere Äste werden so in der Büscheldune durch einen kurzen Calamus zusammengefasst, der weniger stark verhornt ist wie bei *Megapodius* (Fig. 12). Bei Schwungfedern z. B. kann dieser Calamus auch in

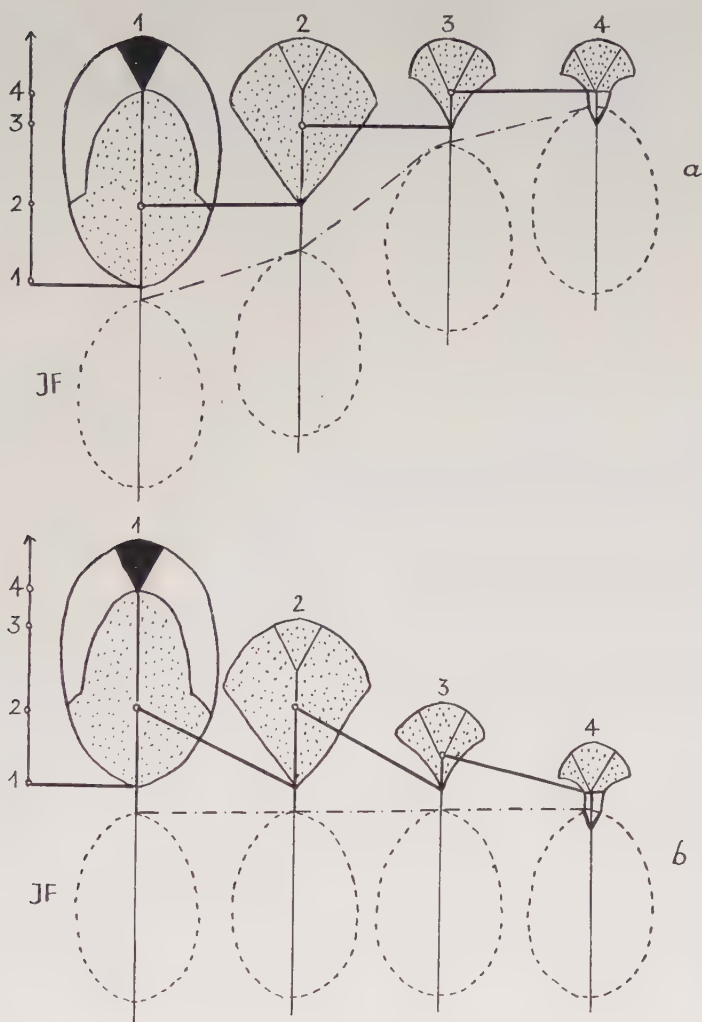


FIG. 12.

Schema der zeitlichen Verschiebung des Wachstums- und Differenzierungsunterbruches und der Mauser bei *Megapodius freyc. r.* und den Hühner-vögeln. Die nachstossende Jugendfieder ist der Vollständigkeit halber angegeben.

- Die Federspitze als Bezugslinie.
 - Die Hautoberfläche als Bezugslinie.
 - Das Einsetzen des Wachstumsunterbruches der 4 verschiedenen Federn auf eine Gerade projiziert.
- Megapodius Erstlingsfeder, Rücken.
 - Megapodius Erstlingsfeder, Bürzel.
 - Hühnervogel, Rücken.
 - Hühnervogel, Flügel.

— Wachstums und Differenzierungsunterbruch, - - - Mauser.

die einzelnen Rami aufgespalten sein, weil der Wachstumsunterbruch kürzer ist. Auf die Nestlingsdune folgt dann, wie bei der Megapodius-Erstlingsfeder, ein neues Federindividuum, die Juvenilfeder. Nestlingsdune und Megapodius Erstlingsfeder sind also das sich entsprechende erste Federkleid des Jungvogels, sind eine erste Federgeneration, die nach einem mehr oder weniger langen Wachstumsunterbruch von der Juvenilfeder ersetzt werden.

c) *Phylogenetische Bedeutung.*

Dunen haben in den Erwägungen um den Ursprung des Gefieders eine grosse Rolle gespielt. Vielfach glaubte man im Neoptil ein primitives Gebilde vor sich zu haben, welches im Einzelnen von den verschiedenen Autoren sehr unterschiedlich aufgefasst wurde. Schon bei SCHAUB können die Nestlingsdunen nicht direkt mit der Urfeder verglichen werden, weil sie keine selbständige Federgeneration darstellen: „Sie sind eine von späteren Spezialisierungen im allgemeinen wenig berührter Bestandteil primitiver Federformen und besitzen deshalb nur zum Teil primitive Merkmale. Sie scheinen zu einer Zeit entstanden zu sein, da die Hauptäste des Vogelstammes sich bereits getrennt hatten, wo bereits Differenzen des Primitivfederbaues existierten. Sie sind eigene Erwerbungen jener Stämme, und stehen unter sich nicht in genetischem Zusammenhang; wir dürfen deshalb die komplizierten Formen nicht von den einfacheren ableiten.“ SCHAUB untersucht in seiner Arbeit nur Nestlingsvögel mit Neoptilen, das Erstlingsgefieder von Megapodius hat er nicht beachtet.

Diesen Vergleich vollzieht dagegen BLASZYK (1935). Er bringt die Ausbildung des Nestlingskleides in den Zusammenhang mit der Lebensweise und der Brutpflege der Jungvögel einer betreffenden Art.

BLASZYK bringt die Struktur des Erstlingsgefieders von Megapodius in Beziehung mit der selbständigen und als primitiv zu beurteilenden Lebensweise des Jungvogels in den ersten Wochen seines Lebens. „Im Falle der Grossfusshühner bei denen eine Brutpflege nach dem Auschlüpfen der Jungen nicht vorhanden ist, sind diese vollkommen auf sich selbst angewiesen; sie brauchen also Federn oder besser Federspitzen, die ein — wenn auch schlechtes — Fliegen ermöglichen, die gegen die Feuchtigkeit

schützen, was Dunen nur schlecht können, und ausserdem einen starken Wärmeverlust verhindern. Bei allen anderen Vögel trifft nur das Letzte zu. Die Federspitzen brauchen nur dunige Struktur aufzuweisen, die am besten geeignet ist, die Körperwärme zu erhalten.“ An anderer Stelle schreibt er: „Interessanterweise entspricht dieses erste Kleid der Megapodiden, das so stark den Charakter eines definitiven Federkleides hat, dass es mit diesem gleichgesetzt werden konnte, dem Neoptil der übrigen Vögel.“ BLASZYK geht bei seiner Beurteilung der Megapodius-Erstlingsfeder ganz vom oekologischen Standpunkt aus und versucht keine morphologische Interpretation.

Von allgemeinen und umfassenden morphologischen Untersuchungen aus hat PORTMANN (1938) 5 Merkmalsgruppen aufgestellt, die für einen primitiven Entwicklungsgang der Vögel gelten, und mit diesen die Ontogenese der Megapodiden verglichen. Dabei hat er eine erstaunliche Übereinstimmung mit den primitiven Ontogenesetypen festgestellt. „Ich bezeichne auf Grund dieser Übereinstimmung die Ontogenese der Grossfusshühner als die primitivste Entwicklungsart unter den heute lebenden flugfähigen Vögeln“, und 1954 schreibt er: „Die Megapodiden zeigen den Typus ohne Dunenausbildung, den wir als den primären ansehen.“

Die obige Aussage von BLASZYK kann man auf Grund der vorhergehenden eigenen Untersuchungen ganz so stehen lassen, wenn man bei der Beurteilung der Megapodius-Erstlingsfeder von einer anderen Ausgangssituation ausgeht. BLASZYK beginnt mit der Betrachtung des Neoptils. Er sieht diese als Spitze der Juvenilfeder an und beide, Spitze und Juvenilfeder, als zusammen eine Federgeneration. Mit dieser dunigen Federspitze setzt er die Megapodius-Erstlingsfeder gleich. Man muss aber umgekehrt als Ausgangssituation die Megapodius-Erstlingsfeder wählen und ihre Stellung innerhalb der Federgenerationen betrachten und sie dann erst mit der Nestlingsdune vergleichen. Auf diese Weise sieht man die Megapodius-Erstlingsfeder und die Nestlingsdune in ihrer richtigen Wertigkeit innerhalb der Federgenerationen.

Die Entwicklung der Erstlingsfeder von Megapodius stellt den primären Typus dar oder nach der Bezeichnung von BURCKHARDT (1954) den Morphotypus, d. h. ihr Entwicklungsgang verläuft direkt von der embryonalen Federanlage zur Konturfeder mit

regelrechter Spulenbildung und wird in einem Mauserprozess durch die Juvenilfeder ersetzt.

Bei den übrigen Phasianiden entwickelt sich aus der embryonalen Federanlage nur der Teil, der dem distalen Teil der Megapodius Erstlingsfeder entspricht. Dann tritt ein Wachstums- und Differenzierungsstillstand ein, der je nach der Lage der Feder am Körper, sehr kurz ist oder mehrere Tage andauert (BURCKHARDT). Bei Deckfedern bildet sich während dieser Zeit eine Spule aus, die der Spulenbildung der Megapodius-Erstlingsfeder entspricht, nur sehr viel kürzer ist und weniger verhornt (Fig. 5). Dieser Wachstumsunterbruch entspricht dem, der zwischen zwei Federgenerationen liegt, und sich durch einen Mauserprozess ablöst. Setzt der Wachstumsunterbruch sehr früh ein und dauert nur kurz an, wie das bei den Schwungfedern der Fall ist, so bleiben die Rami der Nestlingsdune in Verbindung mit der nachfolgenden Juvenilfeder.

Die Nestlingsdune der *Galli* entspricht also der Spitze der Erstlingsfeder von *Megapodius*, deren basaler Teil durch das frühe Einsetzen des Wachstumsunterbruches nicht zur Ausbildung kommt. Die Länge und Ausbildung der Spule entspricht der Länge des Wachstums- und Differenzierungsunterbruches. Die kurze Spule der Nestlingsdune entspricht so der Spule der Megapodius-Erstlingsfeder. Ausser dem frühen Differenzierungs- und Wachstumsunterbruch, vollzieht sich noch ein weiterer Schritt bei der Umbildung des distalen Federteiles zur Nestlingsdune. Betrachten wir die Megapodius-Erstlingsfeder als Grundform, so zeigen alle Nestlingsdunen einen Differenzierungsschritt zur vollen Dunenstruktur hin, indem alle Strukturen der Megapodius-Erstlingsfeder bei den Nestlingsdunen eine weitere Umbildung zur vollständigen Dune hin zeigen, d. h. in Bezug auf die Dunendifferenzierung einen höheren Differenzierungsgrad besitzen. Man kann bei der Nestlingsdune der *Galli* noch die Teile erkennen, die der Fahnenstruktur der Erstlingsfeder von *Megapodius* entsprechen. Die Dune der *Galli* hat aber alle diese Merkmale zu vollständiger Dunenstruktur umgebildet.

Sie entspricht also in ihrer Ausbildung und in ihrer Wertigkeit als erster Federgeneration der Erstlingsfeder von *Megapodius* und ist nicht mehr als Spitze der nachfolgenden Juvenilfeder zu betrachten, sondern wird durch Strukturen, die denen des Mauserprozesses entsprechen, von der Juvenilfeder getrennt.

B. DIE ERSTLINGSFEDER VON *MEGAPODIUS FREYC.* REINW.
ALS KONTURFEDER

a) *Makroskopischer Vergleich einer Erstlingsfeder
aus dem Rückengebiet mit einer Juvenil- und Adultfeder,
als typische Konturfedern.*

1. *Der makroskopische Bau der drei Federn*

Rupft man aus dem Rückengebiet eines frisch geschlüpften, sowie eines juvenilen und eines adulten *Megapodius* je eine Konturfeder, so fällt einem sofort der starke Unterschied zwischen der Erstlingsfeder und der Juvenil- und Adultfeder auf. Man könnte bei oberflächlicher Beobachtung dieser drei Federn den Eindruck gewinnen, dass das erste Federkleid von *Megapodius freyc. r.* ein Dunenkleid sei, obwohl man bei der Betrachtung des Jungvogels gesehen hat, dass diese Erstlingsfedern ein richtiges Konturkleid bilden. Die Juvenil- und Adultfedern sind dagegen klar als Konturfedern zu erkennen. Alle drei Federn besitzen einen deutlichen Schaft, an dem die Rami zweidimensional, gegenständig ansetzen.

Bei den zwei letzteren sind drei Teile zu unterscheiden:

1. ein distaler Fahnenteil,
2. ein Mittelteil, bei dem die Rami nur an ihrem distalen Ende Fahnenstrukturausgebildet haben, und basal, in Schaftnähe, Dunenradien tragen.
3. ein reiner Dunenteil an der Federbasis.

Bei Federn von ungefähr gleicher Länge besitzt die Adultfeder die grösste Anzahl von Rami, d. h. der Ramusabstand ist bei der Adultfeder kleiner als bei der Juvenilfeder. Diese Tatsache ist auch schon an dem lockeren Bau der Letzteren zu erkennen und GÖHRINGER (1951) hat diesen Dichteunterschied schon für andere Vogelarten beschrieben.

Der distale reine Fahnenteil besteht bei der Adultfeder aus ca. 17 Rami, die erst vom 2. oder 3. Ramus der Federspitze an, Haken- und Bogenradien ausgebildet haben.

Der mittlere Teil besitzt Rami mit distalem Fahnenteil, ohne Haken- und Bogenradien, und basalem Dunenteil. Es sind ca. 20—25 Rami, die diese Struktur besitzen.

Die Federbasis besteht aus ca. 65 reinen Dunenrami. Ihre Dichte ist so gross, dass sie sich flach übereinander lagern.

Obwohl bei der Juvenilfeder die Ausdehnung des Fahnenteils fast gleich gross ist wie bei der Adultfeder, so ist bei ihr doch die Anzahl der Rami in diesem Teil viel kleiner. Es sind ca. 10 reine Fahnenrami, die vom ersten Ramus an Haken- und Bogenradien ausgebildet haben. Dieser Dichteunterschied zeigt sich noch deutlicher in der Federmitte, dort besitzt die Juvenilfeder nur 16 Rami mit teils Fahnen- und teils Dunenstruktur. Und am stärksten ist der Unterschied an der Federbasis, wo nur ca. 40-45 reine Dunenrami ausgebildet sind.

VERHÄLTNISSZAHLEN DER RAMI:

Normale Zahlen:

	Fahnenrami	Fa/Dunenrami	Dunenrami
Adultfeder	17	20-25	65
Juvenilfeder	10	16	40-45
Erstlingsfeder	1	12	13

Ramianzahl der Erstlingsfeder auf 1 gesetzt.

Adultfeder	17	2	5
Juvenilfeder	10	1,4	3
Erstlingsfeder	1	1	1

Die Erstlingsfeder ist gegenüber diesen beiden Federn ein ganz lockeres Gefüge. Sie besitzt einen richtigen Schaft, an dem die Rami zweidimensional ansetzen, ebenso wie bei der Juvenil- und Adultfeder. Fast alle Rami der Erstlingsfeder haben Dunenstruktur ausgebildet, ausser dem ersten distalen Ramus, der bis zur Basis reine Fahnenstruktur besitzt. Nur dieser erste distale Ramus entspricht also dem reinen Fahnenteil der Juvenilfeder und Adultfeder. Seine Länge ist nicht ganz die des Fahnenteils der juvenilen und adulten Feder. Die folgenden ca. 12 Rami der Federmitte haben auch an ihrem distalen Ende Fahnenstruktur und gegen den Schaft zu Dunenradien ausgebildet. Die basale Federhälfte trägt ca. 13 reine Dunenrami, die aber alle soweit voneinander entfernt sind, dass sie sich nicht überlagern und sich die Radien der benachbarten Rami nur berühren.

Der Ramusabstand ist federdistal $1\frac{1}{2}$ mal grösser als bei der Adultfeder und in der Federmitte und-basis 4-mal so gross. Der Winkel zwischen Ramus und Schaft ist im reinen Fahnnenteil der Juvenil- und Adultfeder kleiner als bei der Erstlingsfeder.

Diese drei Merkmalsunterschiede:

1. Die Anzahl der Rami im reinen Fahnnenteil,
2. Der starke Unterschied des Ramusabstandes,
3. Der Winkel Ramus/Schaft

bedingen die starke äussere Verschiedenheit zwischen der Erstlingsfeder und der Juvenil- und Adultfeder.

Um die Erstlingsfeder als Konturfeder mit den zwei anderen Konturfedern vergleichen zu können, muss man von der äusseren Erscheinung der drei Vögel ausgehen. Sie sind mit einem vollständigen Konturfederkleid bedeckt und nur in ihrer Grösse verschieden, d. h. der frischgeschlüpfte Jungvogel ist das verkleinerte Abbild des juvenilen und adulten Vogels.

Der Unterschied zwischen den Fahnnenteilen der Erstlingsfeder und der Juvenil- und Adultfeder beruht hauptsächlich darauf, dass der Schaft der beiden Letzteren sich weiter nach distal erstreckt als bei der ersteren. Daher sind auch die ersten distalen Rami der juvenilen und adulten Feder viel kürzer, als der erste Ramus der Erstlingsfeder, welcher dem 4. oder 5. der Juvenilfeder und dem 6. oder 8. distalen Ramus der Adultfeder homolog ist. Dieser erste und einzige reine Fahnnramus entspricht also dem ganzen sichtbaren reinen Fahnnenteil der Juvenil- und Adultfeder. Bei diesen Federn folgen noch basalwärts 5 bzw. 8 Rami des reinen Fahnnenteils. Die Basis dieser Rami wird aber durch die benachbarten Federn verdeckt, sodass nur ihr distaler Teil zum Sichtbarkeitsbereich gehört.

Bei der Erstlingsfeder besitzt der erste Ramus mit Fahnn-/Dunen-Struktur nur sehr wenige Dunenradien, während bei der Juvenil- und Adultfeder der Dunenteil von Anfang an sehr viel grösser ist. Zieht man eine Grenzlinie zwischen den Fahnn- und Dunenradien von Ramus zu Ramus und verlängert diese Linie bei der Juvenil- und Adultfeder über den Fahnnenteil hinaus bis zum Schaft, so schneidet diese Grenzlinie gerade den basalen Teil der Rami ab, der von den benachbarten Federn verdeckt wird. Bei der Erstlingsfeder geht diese Grenzlinie dagegen kontinuierlich bis zum

Schaft durch, ohne die Basis des einen reinen Fahnenramus abzuschneiden. Diese Grenzlinie zwischen dem Fahnen- und Dunenteil entspricht der Grenze des Sichtbarkeitsbereiches der Feder und ist bei allen drei Federn fast gleich gross (Fig. 13).

Legt man die Zeichnungen der drei Federn nebeneinander und projiziert in die Erstlingsfeder die Grenzlinie zwischen Fahnen- und

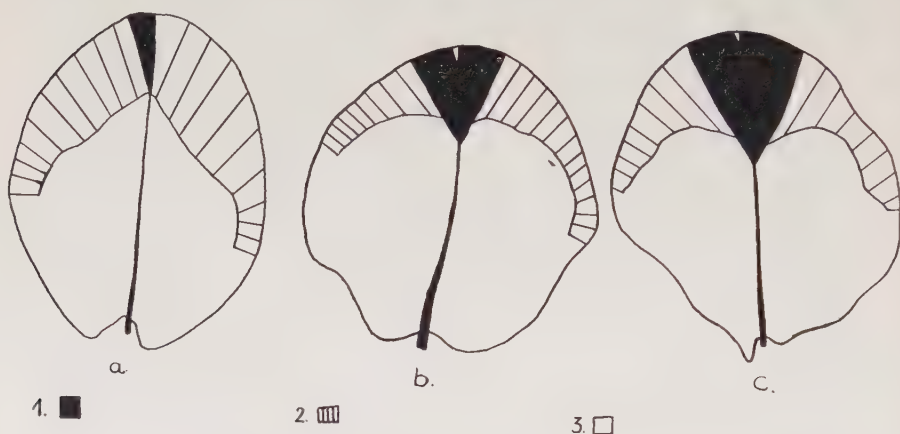


FIG. 13. — *Megapodius freyc. r.*

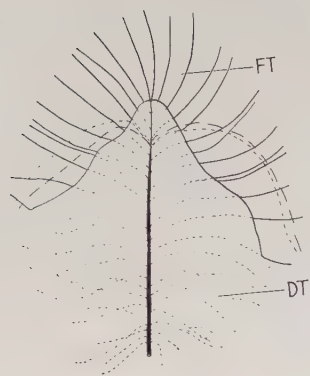
Umriss der 3 Federn mit Abgrenzung des Fahnenteils.

- a) Erstlingsfeder, nat. Gr. 32 mm;
- b) Juvenilfeder, nat. Gr. 30 mm;
- c) Adultfeder, nat. Gr. 32 mm.

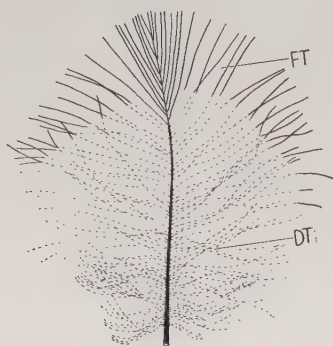
1. reiner Fahnenteil. 2. Fahnenteil des Fahnen/Dunenramus. 3. Dunenteil.

Dunenteil der Juvenil- und Adultfeder, so stellt man fest, dass alle drei Federn einen fast gleich grossen Sichtbarkeitsbereich besitzen, d. h. der Bereich des Fahnenteils und der Fahnenspitzen von Rami mit basalem Dunenteil, decken sich bei allen drei Federn (Fig. 14, 15, 16).

Aus diesen Gründen kann man, schon rein von der makroskopischen Beobachtung her, die Erstlingsfeder als eine Konturfeder von prinzipiell der Juvenil- und Adultfeder entsprechendem Bau betrachten. Auf diese Weise entsteht auch am Vogel ein äusseres Erscheinungsbild, das bei allen drei Vögeln ähnlich und ein Konturfederkleid ist, in der morphologischen Struktur aber doch graduelle Unterschiede aufweist.



14



15

FIG. 14. — *Megapodius freyc. r.*

Erstlingsfeder, Rücken, nat. Gr. 31 mm.

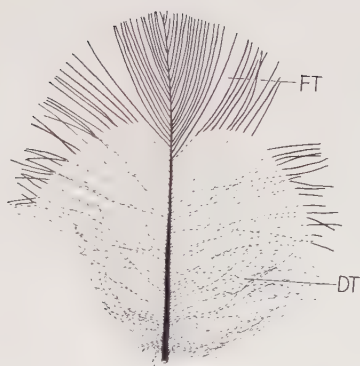
—— Grenzlinie des Fahnenteils der Erstlingsfeder.

- - - Grenzlinie des Fahnenteils der Juvenilfeder.

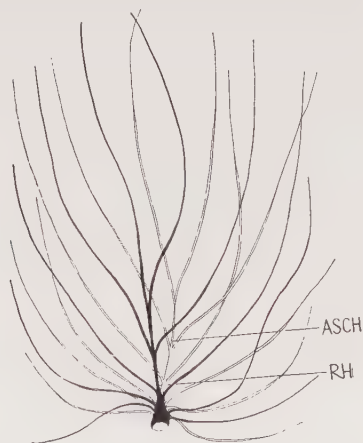
—— — Grenzlinie des Fahnenteils der Adultfeder.

FIG. 15. — *Megapodius freyc. r.*

Juvenile Rückenfeder, nat. Gr. 30 mm.



16



17

FIG. 16. — *Megapodius freyc. r.*

Adulte Rückenfeder, nat. Gr. 32 mm.

(Fig. 14, 15, 16 mit dem Photovergrößerungsapparat ausgeführt.)

FIG. 17. — *Perdix p.*

Nestlingsbüscheldune, Rücken, nat. Gr. 10 mm.

2) *Makroskopischer Vergleich der Erstlingsfeder mit einer Rebhuhndune, als typischer Nestlingsdune.*

Die Zuordnung der Erstlingsfeder zu den Konturfedern wird aber erst im Vergleich mit einer typischen Nestlingsdune aus der Gruppe der *Phasianiden* ihre richtige Beurteilung erhalten. Als Beispiel habe ich eine Nestlingsfeder des *Rebhuhns* gewählt, die man deutlich als Dune erkennt. Schon ihr äusseres Bild ist völlig von dem der Erstlingsfeder von *Megapodius* verschieden. Die morphologische Wertigkeit der Nestlingsdune wird uns noch beschäftigen, sie wird hier aber schon als eigene Federgeneration dargestellt.

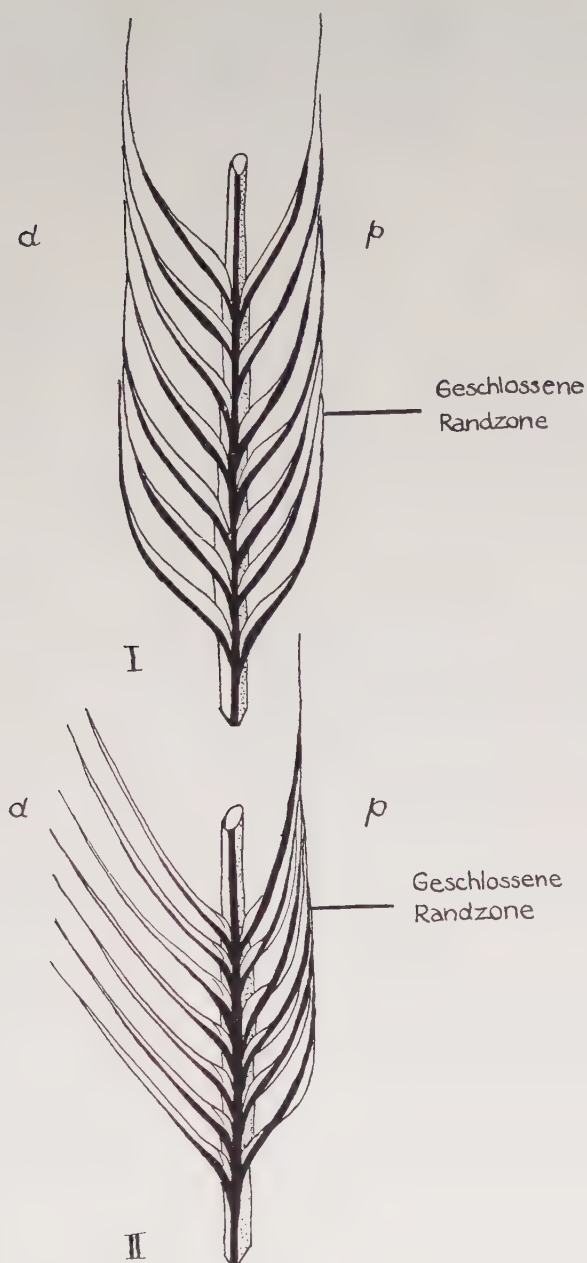
Die Rebhuhndune ist sehr viel kleiner als die Erstlingsfeder, ungefähr nur ein Drittel so lang wie diese; sie ist eine lockere Büscheldune, d. h. die Rami sind kreisförmig angeordnet und nicht zweidimensional wie bei der Erstlingsfeder (Fig. 17).

Betrachtet man nun diese Büscheldune genau unter dem Binokular, so besteht sie aus zwei sich gegenüberliegenden Teilen, die fast gleichwertig sind und je einen kleinen Schaft besitzen, der sich an der Basis verbreitert und dann zu einem Zylinder zusammenschliesst. Zwischen diesen beiden Teilen setzen pericalamiale Rami an, wodurch dann das Bild einer Büscheldune entsteht.

Der eine Teil der Dune besitzt einen etwas längeren Schaft und trägt mehr Rami als der andere, wenn man die Basisrami dazu rechnet. Der kleinere Teil der Dune ist wahrscheinlich dem Afterschaft homolog.

Das ganze Büschel besteht aus ca. 10—16 Rami, von denen 6—10 dem Hauptschaft und der Basis angehören und der Rest dem Afterschaft. Die Rami, die am Schaft ansetzen, besitzen alle ein langes, radienfreies distales Ende, auf das ein kleiner Fahnen teil folgt, der meist anders gefärbt ist, als der grosse basale Dunenteil. Bei der Rebhuhndune gibt es keinen Ramus, der reine Fahnenstruktur besitzt. Der Aufbau des distalen Fahnentails der Rami ist so locker, d. h. der Abstand der Radien von einander ist so gross, dass der Charakter einer Fahnenstruktur aufgehoben wird; erst bei der Beobachtung unter dem Binokular fällt der distale Ramusteil wegen der Struktur der Radien, als Fahnen teil auf (Fig. 19).

Die Fahnenstruktur wird auch dadurch aufgehoben, dass die Radien gerade gestreckt sind, sodass sich ihre distalen Enden nicht

FIG. 18. — *Megapodius freyc. r.*

- I. Erstlingsfeder: Teil eines Fahnenramus.
 II. Juvenil- und Adultfeder: Teil eines Fahnenramus.

berühren. Im Unterschied dazu stehen die Radian der Erstlingsfeder von *Megapodius* viel dichter, sind gekrümmt und kürzer, sodass sich ihre distalen Enden berühren und eine geschlossene Randzone bilden, wodurch der distale Teil bei der Erstlingsfeder



FIG. 19. — *Perdix p.*
Büscheldune: distaler sog.
Fahnnenteil eines Ramus.

als Fahnnenteil erscheint. Diese Form des Fahnnenteils ist auch bei der Juvenil- und Adultfeder zu finden (Fig. 18. I u. II, 19).

In Verbindung mit den anderen Nestlingsdunen bildet die Rebhuhndune am Vogel kein Konturfederkleid, trotz ihrer Fahnenspitzen. Dieses hat zwei Gründe: 1. wegen dem lockeren Aufbau des Fahnnenteils und der gerade gestreckten Radian, und 2. weil der basale Dunenteil nicht von den benachbarten Federn verdeckt wird, sondern ganz als Dune zur Geltung kommt, und so die Erscheinung eines Dunenkleides hervorruft. Bei der Erstlingsfeder

dagegen, wird der lockere dunige Teil ganz verdeckt durch die benachbarten Federn, und nur die dichten Fahnenspitzen sind sichtbar und bilden das Konturfederkleid.

Beiden Federn gemeinsam ist:

1. Ein Schaft und ein Afterschaft.
2. Rami mit distalem Fahnenteil und basalem Dunenteil.

Der Unterschied zwischen beiden Federn ist:

1. Die Rebhuhndune ist ein räumliches Gebilde und die Erstlingsfeder zweidimensional.
2. Der Schaft der Erstlingsfeder ist sehr viel stärker verhornt und länger als der der Rebhuhndune. Er verbreitert sich an der Basis nicht zylinderförmig und bildet deshalb nicht mit dem Afterschaft eine Büscheldune.
3. Die Rebhuhndune besitzt keinen Ramus mit reiner Fahnensstruktur.
4. Die Rami des distalen Fahnenteils erscheinen bei der Rebhuhndune nicht als Fahnenteil, weil sie gerade gestreckt sind und keine geschlossene Randzone bilden, wie die Rami der Erstlingsfeder, die auch sehr viel dichter stehen.
5. Bei der Büscheldune ist kein Sichtbarkeitsbereich abgegrenzt.

Alle diese Unterschiede lassen die Erstlingsfeder als Konturfeder erscheinen und die Rebhuhndune als typische Nestlingsdune.

3. Die Körperdunen.

Der frischgeschlüpfte Vogel von *Megapodius freyc. r.* besitzt wie der erwachsene zwischen den Deckfedern besondere Körperdunen, in besonders grosser Anzahl auf den Flanken des Körpers, unterhalb der Flügeldecken. Bei beiden Altersstadien sind die Körperdunen ungefähr halb so gross wie die Deckfedern. Da der Ramusabstand gleich dem der Konturfeder ist, reduziert sich auch die Ramusanzahl auf die Hälfte.

Die Analyse der beiden Federtypen ergibt, dass die Körperdune eine Deckfeder ist, deren Fahnenteil sich reduziert, bei der also nur der Dunenteil ausgebildet ist.

Für eine Reduktion des Fahnenteils sprechen folgende Tatsachen:

1. Ausgehend von der Deckfeder, können wir eine Reihe von Federn finden, deren Fahnenteil immer kleiner wird bei gleichbleibender Grösse des Dunenteils (Fig. 20).
2. Das distale Ende der Körperdune zeigt eine schmale Zone mit Fahnenstruktur.
3. Die Struktur dieser Fahnennadien entspricht der des letzten Fahren/Dunenramus vor dem reinen Dunenteil der Deckfeder. Die Fahnennadien dieses distalen Ramusabschnittes sind lang und dünn und ihr Abstand voneinander ist so gross, dass ihr Fahneneharakter aufgehoben wird, entsprechend dem distalen Ramusabschnitt der Rebhuhndune.
4. Die Struktur der Dunennadien ist gleich der im Dunenteil der Deckfeder (Fig. 40, I u. II, 43 + 44). Nur sind die Nadien der adulten Körperdune, die in der innersten Zone am Schaft liegen und die schmale innerste Verhakungszone im Dunenteil verursachen, in der Struktur ihrer Hamuli nicht so differenziert wie bei der Deckfeder.

Vergleicht man eine Nestlingsdune des Rebhuhns einerseits und eine Körperdune von *Megapodius* andererseits mit der Deckfeder von *Megapodius freyc. r.*, so werden einem die verschiedenen Bildungen dieser zwei Federn deutlich. Wie wir schon vorher auf Seite 15 ausgeführt haben, entspricht die Nestlingsdune der Spitze der Erstlingsfeder von *Megapodius*, deren basaler Teil durch einen Wachstumsunterbruch nicht zur Ausbildung gelangt. Die Körperdune stellt dagegen den basalen Teil der Deckfeder dar, deren distale Fahrenregion nicht ausgebildet ist.

b) Die mikroskopische Strukturanalyse dieser 4 Federn.

1. Die Struktur des Fahnenteils.

Als Fahnenteil bezeichne ich den Teil der Feder, an dem die Nadien ohne Torsion am Ramus angewachsen sind und mit ihren Pennulae eine geschlossene Randzone bilden. Der grösste Teil dieses Bereiches ist auch zugleich der Sichtbarkeitsbereich der

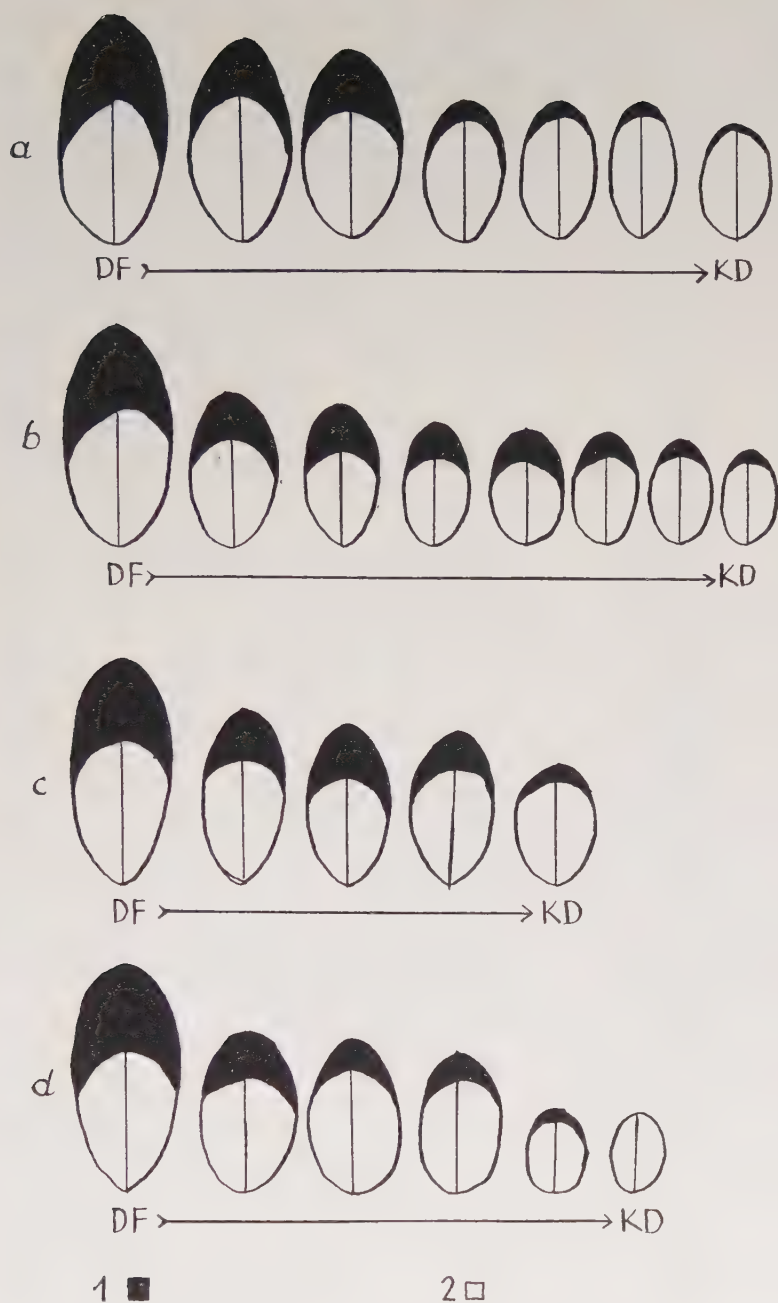


FIG. 20. — *Megapodius freyc. r.*

Reduktion des Fahnnenteils einer Deckfeder des Rückens bis zur Körperdune.

- a) Adultfeder, Rücken; c) Erstlingsfeder, Rücken;
b) Adultfeder, Flanke; d) Erstlingsfeder, Flanke.

1. Fahnnenteil. 2. Dunenteil.



FIG. 21.

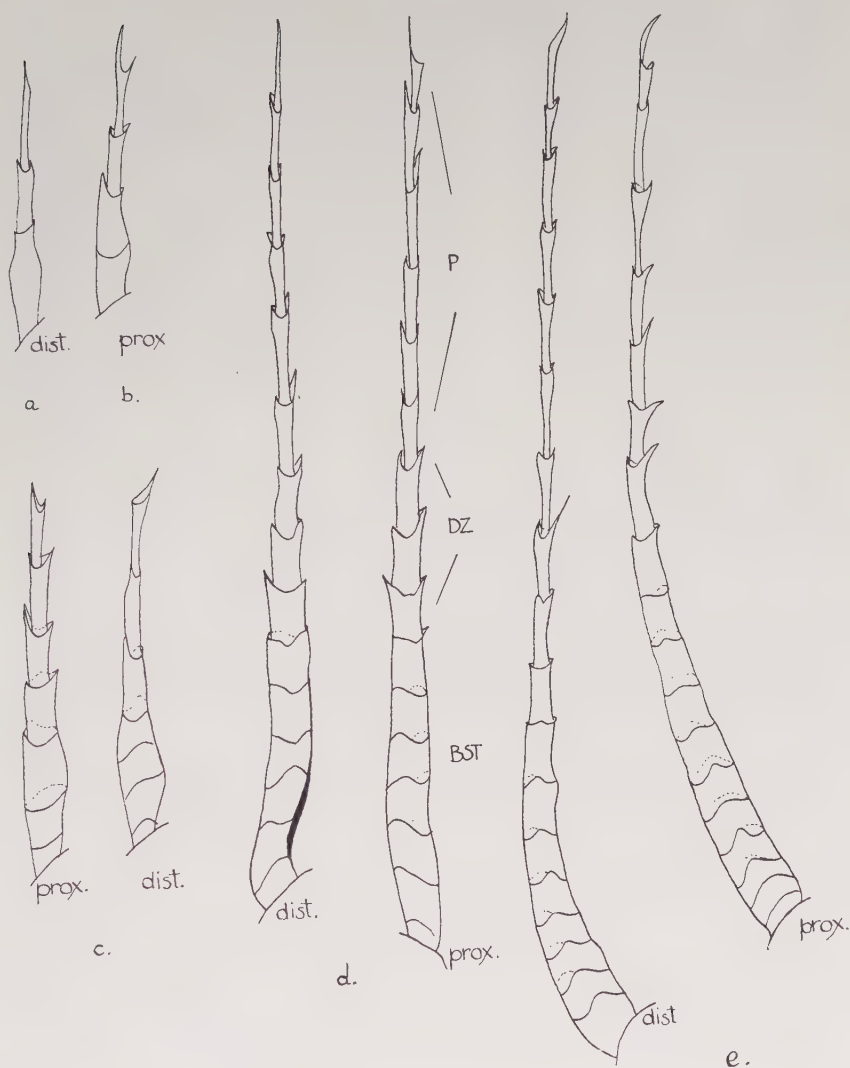
Megapodius freyc. r.
Erstlingsfeder, Rücken.
Distales Ende des
1. Ramus.

Feder und für das Erscheinungsbild des Vogels bestimmend. Im folgenden will ich die mikroskopische Struktur der 4 bereits beschriebenen Federn untersuchen und sie miteinander vergleichen.

An der Federspitze besitzen alle Rami bis zum Schaft nur Radien mit Fahnenstruktur. Die Rami der Federmitte zeigen diese nur an ihrem distalen Teil, ihre Basis besitzt Dunenradien und wird von den benachbarten Federn verdeckt. Bei der Adult- und Juvenilfeder besteht dieser Fahmenteil aus ca. 16 bzw. 10 Rami, die sich miteinander verhaken und eine feste Fahne bilden. Die Erstlingsfeder dagegen besitzt nur einen einzigen reinen Fahnenramus.

Zuerst beschreibe und vergleiche ich den ersten distalen Ramus der Erstlings-, Juvenil- und Adultfeder, und nachher die Rami der Juvenil- und Adultfeder, die beim Aufeinanderlegen von je gleich grossen Federn des Erstlings-, Juvenil- und Adultkleides sich in ihrer Lage entsprechen. Das ist J 4 der Juvenilfeder und A 6—8 der Adultfeder. Darauf folgt noch die Beschreibung der Fahnenspitzen der Fahnen/Dunenrami.

Der erste Ramus der Erstlingsfeder, E 1: er ist bis 9 mm lang und endet in einer radienfreien Spitze, die ca. 0,6—1 mm lang wird. Die ersten 3 distalen und proximalen Radien der Ramusspitze liegen dem Ramus sehr eng an. Die basal folgenden sind etwas gekrümmt und stehen in einem spitzen Winkel zum Ramus. Ihre Pennulae berühren sich und bilden eine geschlossene Randzone (Fig. 21 u. 18 I).

FIG. 22. — *Megapodius freyc. r.*

Erstlingsfeder, Rücken. 1. Ramus.

a), b), c) Radien der Ramusspitze Ra_1 und Ra_{11} .d) Radien der Ramusmitte Ra_{69} .e) Radien der Ramusbasis Ra_{120} und Ra_{107} .

Die dem Ramus anliegenden Radien bestehen aus 3 Zellen: einer schmalen distalen und einer zweiten, die sich an ihrer Basis

etwas verbreitert, auf die eine zu einer Basallamelle verbreiterten Basalzelle folgt (Fig. 22 a).

Bei den ersten Radian, die vom Ramus absteigen, verlängert sich Pennulum und Basalstück, die kleine distale Fortsätze haben können (Fig. 22 b). Zwischen beiden Teilen liegt eine Zelle, die sich durch ihre Breite vom Pennulum deutlich absetzt und immer Fortsätze ausgebildet hat, wodurch sie sich von den Zellen des Basalstücks unterscheidet, die stets ohne Fortsätze sind. Diese Zelle ist von den Radian der Ramusspitze an zu erkennen und bildet bei den differenzierten Haken- und Bogenradian den Ventralzahn aus (Fig. 22 c). Die Radian verlängern sich weiter bis zur Ramusmitte durch Vermehrung der Zellenzahl. Das Pennulum setzt sich aus 8—9 Zellen zusammen, von denen die distalen 6 schmal sind und kurze Fortsätze an ihren distalen Enden ausgebildet haben; die basalen 2 oder 3 sind etwas breiter wie die distalen und tragen ventral einen grösseren Fortsatz, der dem Beginn der Hamuli- oder Ventralzahnbildung der Haken- und Bogenradian der Juvenil- und Adultfeder entspricht. Die erste oder die zwei ersten verbreiterten Zellen des Basalstücks tragen ventral deutliche Fortsätze, die aber noch nicht zu einem Ventralzahn differenziert sind. Die 6 folgenden Zellen des Basalstücks sind breit und abgeflacht und ohne Fortsätze, und ihre zwei Basiszellen sind zur Ventrallamelle verbreitert (Fig. 22 d). Die Radian der Ramusbasis sind in Pennulum und Basalstück noch weiter verlängert, die Fortsätze der 2—3 basalen Pennulumzellen werden etwas spitzer und länger (Fig. 22 e).

Am ersten Ramus der Erstlingsfeder kann man Proximal- und Distalradian noch nicht unterscheiden. Beide Ramusfahnen sind in der Struktur ihrer Radian gleich, besitzen noch keine differenzierten Haken- und Bogenradian, sondern man kann nur in den basalen Pennulumzellen und den zwei ersten Basalstückzellen eine Potenz zur Differenzierung in Hamuli-, Bogenradian- und Ventralzahnzellen erkennen. In dieser Formulierung stütze ich mich auf die bisher übliche Bezeichnungsweise. Die eben erwähnten Zellen, von denen die beiden oberen zum Pennulum und die unteren zum Basalstück genommen wurden, haben den Wert einer eigenen Zone, die ich die Zone der Differenzierungszellen nenne, weil sich in ihnen später die charakteristischen Differenzierungen der Haken- und Bogenradian vollziehen. Wir unterscheiden also im folgenden an

einem Radius die basale Zone, das ist das Basalstück, die Differenzierungszone und das Pennulum.

Bei der Juvenilfeder misst der erste Ramus nur 3 mm und seine Radien stehen bis ans Ramusende, wo sich der Ramus in zwei



FIG. 23.

Megapodius freyc. r.
Juvenilfeder, Rücken.
Distales Ende des 1. Ramus.

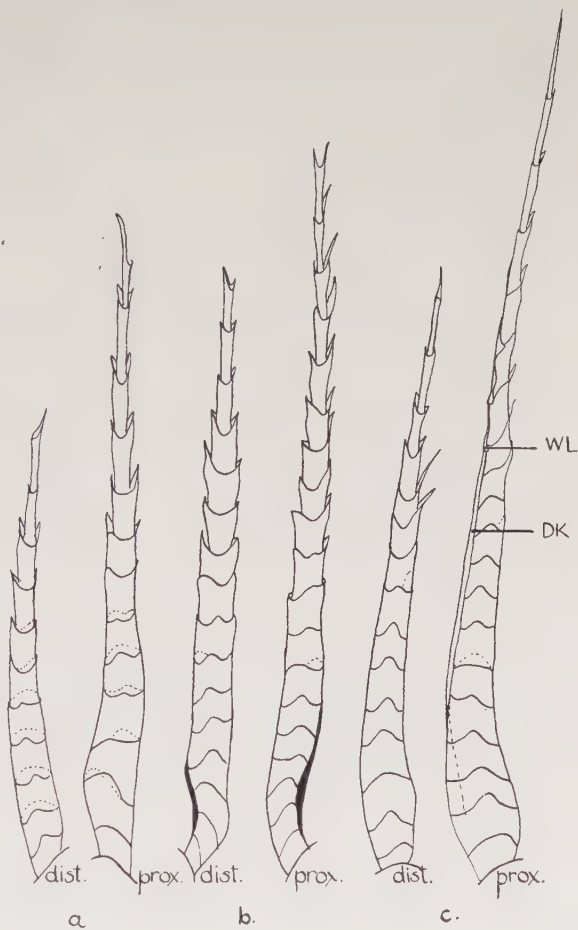


FIG. 24. — *Megapodius freyc. r.*
Juvenilfeder, Rücken, 1. Ramus.

a) Radien der Ramusspitze Ra_6 .
b) Radien der Ramusmitte Ra_{28} .
c) Radien der Ramusbasis Ra_{48}
und Ra_{51} .

kurze radienartige Spitzen teilt (Fig. 23). Er besteht aus zwei Pennulum- und zwei Basalstückzellen. Von Radius zu Radius vermehrt sich die Anzahl der Zellen sehr stark. Auch zeigt sich schon ein deutlicher Unterschied zwischen Proximal- und Distalfahne. Bei den Proximalradien sind die Fortsätze der Pennulumzellen länger als die der Distalradien (Fig. 24 a). Gegen die Ramusmitte

zu vermehren sich hauptsächlich die Zellen des Basalstücks. Die Differenzierungszellen zeigen sich als Hamuli-, Bogenradien- und Ventralzahnzellen. Das Pennulum der Proximalradien ist länger als das der Distalradien und die langen ventralen Fortsätze der basalen Pennulumzellen sind anliegend, ebenso die der Ventralzahnzellen. Bei den Distalradien sind die Pennulumzellen deutlich von den etwas breiteren Hamulizellen zu unterscheiden, bei denen der etwas längere ventrale Fortsatz abstehend ist (Fig. 24 *b*). An der Ramusbasis sind die Haken- und Bogenradien zwar ausdifferenziert, aber noch nicht funktionsfähig. Die Hamulizellen der Hakenradien sind typisch verkürzt und haben auf ihrer Ventralseite Hamuli ausgebildet, denen aber das distale Häkchen noch fehlt. Ohne dieses Häkchen können sich also die Hamuli nicht in der dorsalen Krempe der Bogenradien verhaken. Der Bogenradius ist differenziert, besitzt eine dorsale Krempe und 3 schwache Widerlager. Diese stärkere Differenzierung der Bogenradien ist funktionell zu verstehen, da sie auf die Hakenradien des zweiten Ramus abgestimmt sind, deren Hamuli funktionieren (Fig. 24 *c*).

Beim ersten Ramus der Juvenilfeder ist die Struktur der Distal- und Proximalradien von der Ramusspitze an verschieden, und an der Ramusbasis sind Haken- und Bogenradien ausgebildet.

Noch kürzer als bei der Juvenilfeder ist der erste Ramus der Adultfeder, er ist nur $1\frac{1}{2}$ —2 mm lang. Die Radien stehen sehr dicht bis an das distale Ramusende, das zwischen den ersten beiden Radien sichtbar bleibt (Fig. 25). Diese bestehen aus drei Zellen, einer Pennulum-, einer Differenzierungs- und einer Basalzelle. Am 1. Adultramus verlängern sich die Radien nur allmählich (Fig. 26 *a*). Ein Unterschied zwischen Distal- und Proximalfahne ist hier zwar vorhanden, aber es besteht noch keine Differenzierung in Haken- und Bogenradien. In der Ramusmitte besteht der Distalradius aus 4 Pennulumzellen mit breiten ventralen Fortsätzen, die dorsalen sind sehr kurz, einer Ventralzahnzelle und 5 Zellen des Basalstücks. Die 5 Pennulumzellen der Proximalradien sind etwas schmaler und tragen lange ventrale Fortsätze, die sich senkrecht hoch richten. 2 Ventralzahnzellen sind deutlich zu erkennen mit gleich grossen dorsalen und ventralen Fortsätzen und das Basalstück besteht aus 5 Zellen (Fig. 26 *a, b*). Bis zur Ramusbasis bleiben die Radien gleich gross, doch ändert sich die Struktur ihrer Zellen. Die distalen Pennulumzellen sind lang und

schmal und ihre Fortsätze sind nur kurz. Die Differenzierungszellen des Pennulums sind deutlich breiter und tragen lange ventrale Fortsätze, die sich bei den Distalradien etwas krümmen (hakenradientypisch). Bei den Proximalradien sind sie nach oben gerichtet. Die Ventralzahnzellen und die Zellen des Basalstücks sind unverändert (Fig. 26 c).



FIG. 25.

Megapodius freyc. r.
Adultfeder, Rücken.
Distales Ende des
1. Ramus.

FIG. 26. — *Megapodius freyc. r.*

Adultfeder, Rücken, 1. Ramus.

- a) Radien der Ramusspitze Ra_{12} .
- b) Radien der Ramusmitte Ra_{28} .
- c) Radien der Ramusbasis Ra_{54} .

Der erste Ramus der Erstlingsfeder ist 3mal so lang wie der juvenile, und 4mal so lang wie der adulte. Nur der Ramus der Erstlingsfeder besitzt ein radienfreies Ende und nur hier liegen die ersten Radien dem Ramus an. Da diese beiden Eigenarten der Erstlingsfeder bei den meisten Nestlingsdunen zu beobachten sind, kann man sie als Dunenmerkmal bezeichnen. Bei der Juvenil- und Adultfeder dagegen stehen die Radien bis ans Ramusende, und nur bei der ersteren ist das distale Ramusende in zwei Radien gespalten, der Ramus der Adultfeder liegt ungespalten zwischen den beiden ersten Radien. Der Radienabstand ist für Juvenil-

und Erstlingsfeder gemeinsam, er ist doppelt so gross wie der der Adultfeder. Diese grössere Dichte ist ja ein typisches Merkmal der Adultfeder (GÖHRINGER 1951).

Die ersten Radian der Ramusspitze nehmen bei der Juvenilfeder sehr rasch an Länge zu und zeigen einen deutlichen Unterschied zwischen Proximal- und Distalfahne, diejenigen der Erstlings- und Adultfeder zeigen die Differenzierung noch nicht und bleiben sehr klein. Der 11. Radius der Juvenilfeder z. B. ist doppelt so gross wie der 11. der Erstlings- und Adultfeder, das bedeutet auch, dass die Anzahl der Zellen doppelt so gross ist. Auch sind die Radian deutlicher in Proximal- und Distalradian differenziert. Die der Erstlingsfeder sind, entsprechend ihren grösseren und breiteren Zellen, etwas länger als die der Adultfeder, bei der aber das Pennulum mit seinen langen Fortsätzen ausgeprägter ist. In der Ramusmitte ändert sich das Verhältnis, dort sind die Radian der Erstlingsfeder am längsten, doppelt so lang wie die adulten. Das entspricht nicht, wie bei den vorher erwähnten Radian, einer doppelten Anzahl von Zellen, sondern beruht auf dem Unterschied der einzelnen Zellenlängen, die bei der Adult- und Juvenilfeder sehr viel kleiner sind als bei der Erstlingsfeder. Die grössere Zellenlänge ist ein typisches Jugendmerkmal der Erstlingsfeder. Die Differenzierung der Zellstruktur ist in der Ramusmitte bei allen Radian ungefähr gleich. Die Längenunterschiede bleiben bei der Erstlings- und Adultfeder gleich wie vorher. Bei der Juvenilfeder dagegen nimmt die Länge der Proximalradian stärker zu und diese sind an der Basis gleich lang wie die der Erstlingsfeder. Die Unterschiede in der Zelldifferenzierung sind jetzt am deutlichsten. Bei der Erstlingsfeder sind Proximal- und Distalradian gleich und zeigen nur in den Differenzierungszellen die Potenz zur Ausbildung von Haken- und Bogenradian, während bei der Juvenilfeder diese deutlich ausdifferenziert sind mit Hamuli, dorsaler Krempe und Widerlagern. Bei der Adultfeder dagegen ist die Differenzierung in Proximal- und Distalfahne nur schwach angedeutet, und gar keine Hamuli und dorsale Krempe ausgebildet. Er steht also in der Differenzierungshöhe dem Erstlingsradius näher wie der Juvenile.

Die Homologie bezieht sich in diesen Vergleichen nicht auf eine bestimmte Zahl einzelner Rami oder Radian, sondern aufeinander korrespondierende Zonen. Im folgenden bezeichne ich als homolog die sich topographisch entsprechenden Zonen.

Den Differenzierungsunterschied zwischen den 1. Rami der Juvenil- und Adultfeder kann man aus einem topographischen Vergleich der 3 Federn verstehen. Das Schaftende jeder dieser 3 Federn ist markiert durch 2 Gabelrami, welche bei der Erstlingsfeder sehr lang sind, bei der Adultfeder sehr kurz und die Länge der juvenilen Gabelrami liegt zwischen beiden Grössen.

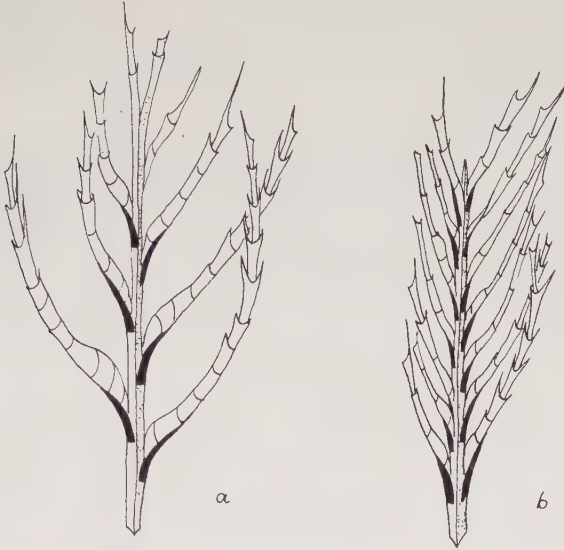


FIG. 27. — *Megapodius freyc. r.*

- a) Juvenilfeder, Rücken. Distales Ende des 4. Ramus = J_4 .
 b) Adultfeder, Rücken. Distales Ende des 6. Ramus = A_6 .

Bringt man diese 3 gleich grossen Rückenfedern zur Deckung, so wird die verschiedene Länge der Gabelrami aus der verschiedenen Schaftlänge der 3 Federn verständlich. Das distale Schaftende der Adultfeder führt über das der Juvenil- und Erstlingsfeder hinaus und das der Juvenilfeder reicht über das der Erstlingsfeder hinaus. Bei gleicher Federgrösse müssen folglich die Gabelrami der Juvenil- und Erstlingsfeder länger sein als der der Adultfeder, und ebenfalls ist aus diesem Grund der Gabelramus der Juvenilfeder kürzer als der der Erstlingsfeder.

Bei diesen 3 aufeinanderliegenden Federn gibt es keinen Ramus, der die gleiche Lage wie der 1. adulte Ramus besitzt. Deshalb ist

dieser in seiner Struktur von dem 1. der Juvenilfeder verschieden. Unter dem Gabelramus der Juvenilfeder liegt der 4. Ramus der Adultfeder. Er entspricht dem ersteren in Differenzierungshöhe und -länge.

Unter dem langen Gabelramus der Erstlingsfeder liegt der 4. Ramus der Juvenilfeder und der 6. der Adultfeder. Bei diesen Rami, welche sich ihrer topographischen Lage nach entsprechen, besteht aber ein Differenzierungssprung von der Erstlingsfeder zur Juvenilfeder. Der 6. Ramus der Adultfeder ist in seiner Differenzierungshöhe gleich dem 4. der Juvenilfeder. Da sich diese eben erwähnten Rami E_1 , J_4 , und A_6 , ihrer Lage nach entsprechen, habe ich sie zum Vergleich ausgewählt.

Die Juvenilfeder zeigt nur in dem grossen Radienabstand ein Jugendmerkmal, während die Zellenlänge und Differenzierung adulte Merkmale sind. Der Ramus der Erstlingsfeder trägt in allen seinen Strukturen Jugendmerkmale, sein radienfreies Ende, der weite Radienabstand, die grosse Zelllänge und die Struktur der Zellen.

Vergleich der zu E_1 homologen Rami, J_4 und A_6 .

Diese Rami des Fahnenteils besitzen typisch ausgebildete Haken- und Bogenradien. Wieder erscheint beim Adultramus die Spitze zwischen den ersten Radien, während sie beim juvenilen fehlt. Der Unterschied der Ramusspitze zwischen Juvenil und Adult ist also gleich dem der ersten Rami (Fig. 27 a, b), auch ist der Radienabstand bei der Juvenilfeder noch doppelt so gross wie bei der adulten, deren Radien jetzt schneller an Länge zunehmen. Schon von der Ramusspitze an besteht ein deutlicher Differenzierungsunterschied zwischen Proximal- und Distalfahne, bei dem adulten Ramus am stärksten ausgeprägt. Die ventralen Fortsätze seiner Proximalradien sind sehr lang, meist so lang wie eine ganze Zelle, und stehen parallel zur Längsachse. Die dorsalen sind nur sehr kurz. Bei den Radien des juvenilen Ramus ist der Unterschied proximal-distal auch sehr deutlich, nur sind die ventralen Fortsätze nicht so gleichmässig lang bei jeder Zelle (Fig. 28 a, b). Die Distalradien haben bei beiden Rami nur kurze ventrale Fortsätze und etwas längere dorsale. In der Länge der Zellen sind beide Federn gleich. In der Ramusmitte haben beide, Juvenil- und Adultramus, Haken- und Bogenradien ausgebildet. Bei dem

Ersteren setzt die Differenzierung etwas weiter distal am Ramus ein wie beim Letzteren. Die Hakenradien von J_4 besitzen ein langes

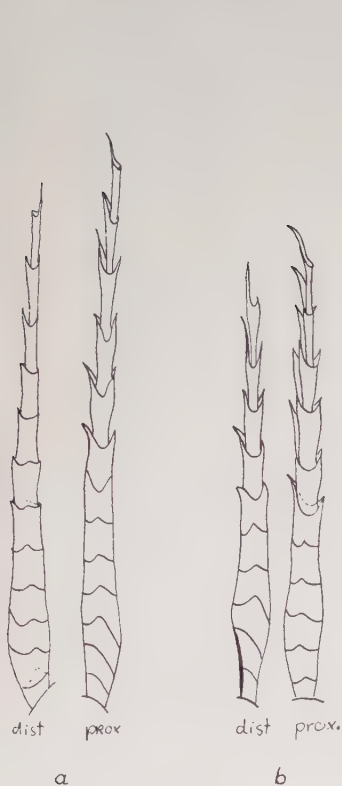


FIG. 28. — *Megapodius freyc. r.*
Radien der Ramusspitze von J_4
und A_6 .
a) Ra_4 aus J_4 ; b) Ra_4 aus A_6 .



FIG. 29. — *Megapodius freyc. r.*
 J_4 : Radien der Ramusmitte Ra_{70} .



FIG. 30. — *Megapodius freyc. r.*
 A_6 : Radien der Ramusmitte Ra_{80} ,
 Ra_{85} , Ra_{80} .

Pennulum. Die Hamulizellen sind stark verkürzt und dorsal eingebuchtet. Auf ihrer Ventralseite haben sie einen funktionsfähigen Hamulus mit distalem Häkchen ausgebildet. Bei den folgenden

drei Ventralzahnzellen tritt nur der lamellöse Ventralfortsatz der distalen Zelle deutlich hervor, während die zwei nächsten den Zellen anliegen. Beim Bogenradius folgen auf ein langes Pennulum, das gegen das Basalstück noch nicht abgewinkelt ist, 4 Zellen mit noch kleinen dorsalen Widerlagern, schräg verlaufenden Zellgrenzen, und mit langen zur Längsachse hoch stehenden ventralen Fortsätzen. Die Zellgrenzen der basal folgenden Ventralzahnzellen verlaufen ebenfalls schräg, ihre Ventralfortsätze sind noch nicht deutlich. Die ganze dorsale Kante des Basalstücks biegt sich zu einer Krempe um (Fig. 29).

In der Mitte des adulten Ramus beginnt erst die Ausbildung der Hamuli mit der Krümmung der ventralen Fortsätze der Differenzierungszellen. Die einzelnen Hamulizellen sind auf ihrer Dorsalseite noch nicht miteinander verschmolzen und besitzen noch kleine dorsale Fortsätze. 2 Ventralzahnzellen sind deutlich, deren distaler Ventralzahn absteht. Bei den zugehörigen Bogenradien sind noch keine dorsalen Widerlager zu erkennen, nur ein erstes Anzeichen derselben, nämlich eine dorsale starke Verhornung und Einbiegung jeder Zelle. Die Zellgrenzen zeigen erst den Beginn des schrägen Verlaufs. Die dorsale Kante des Basalstücks ist stärker verhornt, aber noch nicht zur Krempe umgebogen (Fig. 30). Etwas unterhalb der Ramusmitte bis zur -basis befinden sich bei der Juvenil- und Adultfeder die differenzierten Haken- und Bogenradien. Zwischen beiden Federn kann man keinen grossen Unterschied in der Differenzierung feststellen. Gegenüber den Distalradien der oberen Ramushälfte verkürzt sich das Pennulum etwas, die drei folgenden kurzen Hamulizellen sind auf ihrer Dorsalseite wie miteinander verschmolzen und besitzen auf ihrer Ventralseite 3 starke Hamuli mit distalen Häkchen. Die erste der zwei Ventralzahnzellen hat einen langen dütenförmigen Ventralzahn ausgebildet, der bei der Juvenile Feder bis fast zum zweiten Hamulus reicht. Das Basalstück ist breit und in seinem ventralen Teil lamellös. Der Bogenradius besitzt ein gegen die Differenzierungszone abgewinkeltes Pennulum, aus schmalen sehr langen Zellen. Die 3-4 dorsalen Widerlager der Differenzierungszellen sind gross und funktionsfähig und auf der Ventralseite dieser schräg verlaufenden Zellen sind lange, senkrecht nach oben gerichtete Fortsätze ausgebildet. Diesen folgen die Ventralzahnzellen, von denen nur der 1. Ventralzahn absteht, während die anderen den Zellen anliegen. Eine

FIG. 31. — *Megapodius freyc. r.*

- a) Hakenradien unterhalb der Ramusmitte von A_6 und J_4 .
 b) J_4 : Radien der Ramusbasis $Ra_{120} + 125$.
 c) A_6 : Radien der Ramusbasis Ra_{150} .

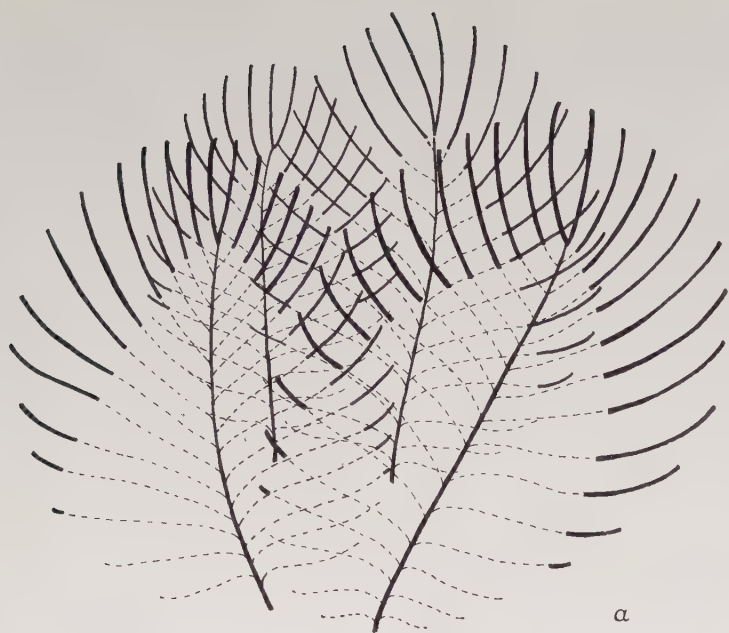
deutliche dorsale Krempe ist zu erkennen, die an der Basis des Basaistücks ausläuft (Fig. 31 *a, b, c*).

In der Differenzierungshöhe der Haken- und Bogenradien ist kein Unterschied zwischen Juvenil- und Adultramus festzustellen. Im ganzen Fahmenteil beider Federn verändert sich die Struktur dieser Radien nicht. Nur ihr Differenzierungsbeginn setzt immer weiter distal am Ramus an.

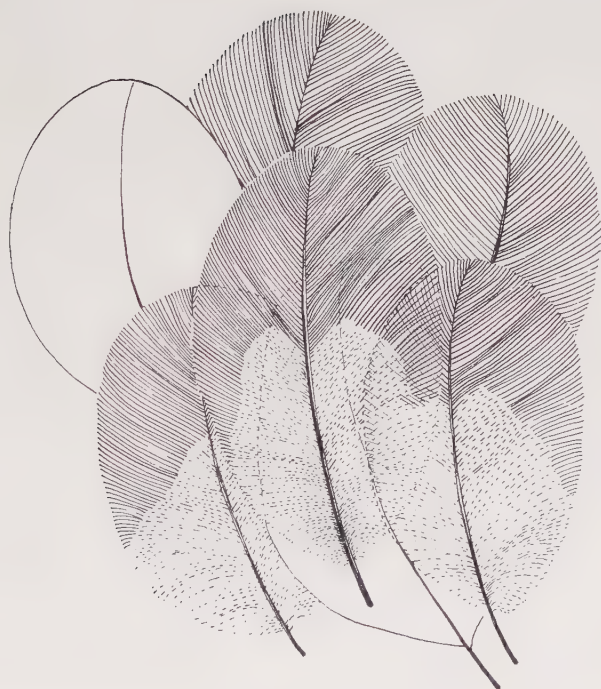
Zwei Unterschiede bestehen zwischen beiden Federn. 1. Bei der Juvenilfeder liegt der Differenzierungsbeginn der Haken- und Bogenradien weiter ramusdistal als bei der Adultfeder, weil dort die Längenzunahme der Radien schneller erfolgt. 2. Die Radien der Juvenilfeder sind länger als die der Adultfeder. Diese Verlängerung hängt mit der Verhakungsfunktion zusammen. Der Ramusabstand ist bei der Juvenilfeder weiter als bei der Adultfeder. Aus diesem Grund muss das Basalstück der Radien der Juvenilfeder länger sein als bei der Adultfeder, damit eine gegenseitige Verhakung der Bogen- und Hakenradien zu Stande kommt. Dieses ist auch tatsächlich der Fall, und ist aus den Zeichnungen ersichtlich (Fig. 29, 30, 31).

Die homologen Rami zu E_1 , J_4 und A_6 unterscheiden sich noch viel stärker von E_1 , wie J_1 und A_1 . Einen grossen Radienabstand hat die Juvenilfeder wieder mit der Erstlingsfeder gemeinsam. Es ist dies das einzige Jugendmerkmal der Juvenilfeder, sonst ist sie in der Differenzierungshöhe gleich der Adultfeder.

Die Strukturen der Radien zeigen gar keine gemeinsamen Merkmale mehr mit denen der Erstlingsfeder. Bei dieser ist die Proximal- und Distalfahne der Rami ohne Unterschiede in der Differenzierung der Radien. Sie zeigen nur an der Basis des 1. Ramus eine Potenz der Differenzierungszellen, die aber noch nicht hakenradien- oder bogenradientypisch ist. Diese Radien haben, genau der Funktion der Feder entsprechend, keine Festigkeitsstrukturen ausgebildet, sondern erzeugen den Sichtbarkeitsbereich, der auch ohne festgefügtten Fahmenteil ein Konturkleid des Vogels bilden kann. Die homologen Rami J_4 und A_6 liegen mit ihren gut ausgebildeten Haken- und Bogenradien innerhalb des reinen und festgefügtten Fahmenteils der Juvenil- und Adultfeder. Schon von der Ramusspitze an ist zwischen Proximal- und Distalfahne ein Unterschied in der Differenzierung der Radien zu erkennen, die dann von der Ramusmitte an Hamuli, Widerlager und dorsale Krempe



a



b

FIG. 32. — *Megapodius freyc. r.*

Die gegenseitige Zuordnung einer Gruppe von Federn am Körper.
(Zeichnung E. Sandmeier.)

a) Erstlingskleid; b) Juvenil- und Adultkleid.

ausbilden, und sich dann mit den benachbarten Rami gegenseitig verhaken und so einen zusammenhängenden Fahnen teil bilden.

Der Unterschied der Fahnen teile dieser drei Federn ist folgender: Bei der Erstlingsfeder ist dieser Teil nur Sichtbarkeitsbereich ohne Musterbildung und setzt sich aus einzelnen Ramusspitzen zusammen, die frei in kleinen Abständen nebeneinander liegen. Der Fahnen teil der Juvenil- und Adultfeder ist ebenfalls Sichtbarkeitsbereich, aber ein solcher höherer Ordnung, dem auch Festigkeitsstrukturen dienen. Diese ermöglichen eine zusammenhängende Fahnenfläche, die einer Steigerung der Sichtbarkeitswirkung, nämlich der eventuellen Musterbildung dienen kann (Fig. 32 *a, b*). Ein Beispiel dieser Ausnützung der Fahnenfläche zur Musterbildung zeigt sich bei *Lipoa ocellata*, während im allgemeinen die Megapodiden musterfrei sind.

Der distale Fahnen teil der Fahnen/Dunenrami der Megapodius-Erstlings-, Juvenil- und Adultfeder.

Bei den drei zeitlich aufeinander folgenden Federn von *Megapodius freyc. r.* haben die Rami, die auf den distalen Fahnen teil folgen, einen distalen Fahnen- und einen basalen Dunen teil ausgebildet, der in seiner Ausdehnung zum reinen Dunen teil hin abnimmt. Dieser distale Fahnen teil der Rami gehört auch zum Sichtbarkeitsbereich der Feder.

Bei der Erstlingsfeder sind es fast die Hälfte aller Rami, es können bis zu 12 sein, die diese Fahnen/Dunenstruktur besitzen. Die Radien der Ramusspitze haben gegenüber denen des 1. Ramus, ihre Struktur nicht geändert (Fig. 33, 22 *a*). Sobald das Pennulum eine Länge von 6 Zellen erreicht hat, beginnt sich die Struktur der distalen Pennulumzellen zu verändern. Sie werden schmal, sehr lang, stärker pigmentiert und besitzen meist nur kurze Fortsätze, ich nenne sie P_1 - Zellen (Fig. 34 *a*). Bei weiterer Verlängerung der Radien nimmt die Anzahl der Pennulumzellen zu, und zwar bleibt die Zahl der basalen Pennulumzellen = P_2 - Zellen gleich und nur die Zahl der P_1 - Zellen nimmt zu. Bei Radien mit ca. 10 solcher P_1 - Zellen werden auch die basalen P_2 - Zellen schmaler und mit 12 P_1 - Zellen sind alle Zellen des Pennulums zu Dunenzellen umgewandelt. Die Zellen des Basalstücks verschmälern sich auch und nehmen langsam an Anzahl ab, bzw. die distalen werden zu Dunenzellen umgewandelt und die basalen werden schmal und

lamellös. Das Pennulum nimmt weiter an P_1 - Zellen zu, die auch zu Dunenzellen werden, indem zuerst zwischen den dorsalen und



FIG. 33. — *Megapodius freyc. r.*

Erstlingsfeder, Rücken: 7. Ramus: Proximalradien der Ramusspitze.

ventralen Fortsätzen kleine Spitzen sichtbar werden, die dann zu Fortsätzen anwachsen, gleich den dorsalen und ventralen. Das distale Ende der Dunenzelle verdickt sich nun zu einem Nodus,

der so mit 4 Fortsätzen versehen ist. Mit ca. 20 Pennulumzellen ist der ganze Radius zum Dunenradius umgewandelt (Fig. 34 b).

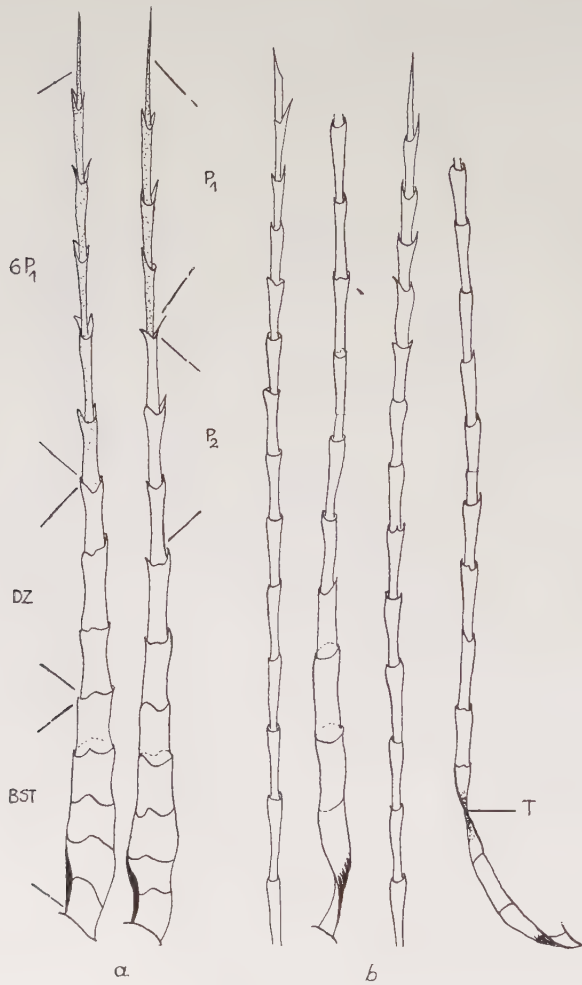


FIG. 34. — *Megapodius freyc. r.*
Erstlingsfeder, Rücken: Umbildung der a) Fahnenradien zu b) Dunenradien.

Bei einem fertig differenzierten Dunenradius ist die Radiusspitze, ca. 12 Zellen, eine Neubildung, von der die Strukturierung des Dunenradius ausgeht. Die basal folgenden Zellen sind den

Pennulum-, den Differenzierungs- und Basalstückzellen homolog. Die 4 Zellen der tordierten Basallamelle sind umgewandelte Basalstückzellen. Obwohl sich die Struktur der Pennulumzellen schon im distalen Fahnenteil verändert, bleibt doch der Fahneneharakter des distalen Ramusabschnittes erhalten. Die Radien sind alle etwas gekrümmt, und bilden so eine geschlossene Randzone. Dunenradien sind sie erst, wenn ihre Basallamelle tordiert ist und sich auf diese Weise der Fahneneharakter auflöst.

Die Fahnenteile der juvenilen und adulten Fahnen/Dunenrami sind in ihren Strukturen gleich. Die ersten Radien der Ramusspitze sind unverändert gegenüber denen der reinen Fahnenehami, und sind deutlich in Proximal- und Distalradien differenziert (Fig. 35). Die distalen Pennulumzellen werden auch hier zu P_1 -Zellen, aber erst bei einer Länge des Pennulums von 8—12 Zellen. Diese Zellen sind gleich denen der Erstlingsfeder lang und schmal, stark pigmentiert und ihre dorsalen und ventralen Fortsätze sind kurz und unregelmäßig. Die basalen breiteren P_2 -Zellen des Pennulums sind gleich den homologen Zellen der Radien der reinen Fahnenehami. Zwei Radien, die in der gleichen Entfernung von der Ramusspitze abpräpariert wurden, von einem Ramus des reinen Fahnenteils J_4 , und einem Fahnene/Dunenramus J_{12} , zeigen deutlich den Unterschied der Struktur ihrer Pennulumzellen (siehe Fig. 36 a, b). Bei weiterer Verlängerung des Radius nimmt die Anzahl der P_1 -Zellen zu, die Zahl der P_2 -Zellen bleibt gleich. In diesen P_1 -Zellen vollzieht sich auch hier wieder der Beginn der Umwandlung in Dunenzellen. Ihr distales Zellende verdickt sich zu einem Nodus und bildet 4 Fortsätze aus, mit ca. 15 P_1 -Zellen verschmälern sich allmählich alle Zellen des

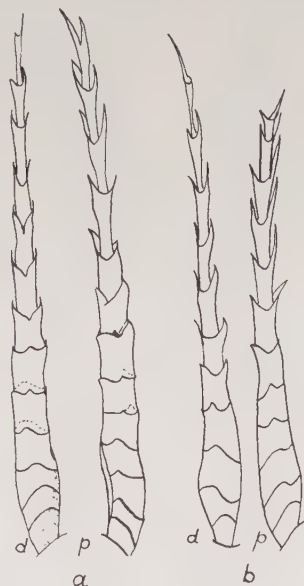


FIG. 35. — *Megapodius freyc. r.*
Rückenfeder: Unterschied zwischen den Distal- und Proximalradien.

- a) eines juvenilen Radius Ra_8
und
b) eines adulten Fahnene/Dunenradius Ra_{12} .

Radius und mit 18 P_1 - Zellen werden auch die P_2 - Zellen in P_1 umgewandelt, mit ca. 21 Zellen besteht das ganze Pennulum nur aus P_1 - Zellen. Während auch die distalen Zellen des Basalstücks zu P_1 - Zellen umwandeln und die basalen zur Basallamelle werden, verlängert sich das Pennulum noch weiter und mit 32—37 Zellen tordiert sich die Basallamelle (Fig. 36 c).

Auch bei diesen Rami vollzieht sich die Umwandlung der Radien zur Dunenstruktur im Fahnenteil, bevor sie noch als Dunenradien im Erscheinungsbild sichtbar werden. Erst mit dem Einsetzen der Basaltorsion ändert sich das Erscheinungsbild. Der distale Fahnenteil der Fahnen/Dunenrami bleibt in seiner Erscheinung gleich wie die Ramusspitze der reinen Fahnenrami.

Weil sich der Fahnenanteil der Rami zum reinen Dunenteil hin verkürzt, beginnt die Zellumwandlung im Radius von Ramus zu Ramus immer näher an der Ramusspitze.

Die 3 Federn zeigen äusserlich das gleiche Bild und in der Struktur der Radien sind sie unter sich homolog. Es bestehen Unterschiede: 1. in der Radiendichte, die bei Erstlings- und Juvenilfeder kleiner ist als bei der adulten. 2. beginnt die Differenzierung der Dunenstruktur innerhalb der Radien bei Juvenil und Adult erst bei einer grösseren Zellenzahl des Pennulums, als bei der Erstlingsfeder, weil die Dunenradien im Ganzen bei den beiden ersteren länger werden. 3. Zeigen die Juvenil- und Adultrami einen Unterschied zwischen Proximal- und Distalfahne; bei der Erstlingsfeder sind beide Ramusfahnen gleich.

Der Fahnenteil der Rebhuhndune.

Nach den Ausführungen im 1. Kapitel dieser Arbeit sind die Rami der Rebhuhnbüscheldune der gesamten Megapodius-Erstlingsfeder homolog. Sie enden in langen radienfreien Spitzen, die sehr viel länger sind als die von Megapodius. Die Radien des Fahnteils stehen in grossen Abständen gerade gestreckt und in einem spitzen Winkel am Ramus. Ihre Pennulae berühren sich nicht, bilden also keinen geschlossenen Rand, und mit blossem Auge wäre der distale Fahnenteil nicht von dem basalen Dunenteil zu unterscheiden (Fig. 19). Strukturell bestehen die Radien auch aus P_1 - Zellen, einer Differenzierungszelle und einem Basalstück. P_2 - Zellen fehlen. Proximale und distale Ramusfahne sind gleich. An der Ramusspitze sind die Radien sofort sehr lang, weil die



FIG. 36. — *Megapodius freyc. r.*

Rücken Fahren/Dunenramus. Radien aus der Umwandlungszone vom Fahren-
zum Dunenteil im Vergleich mit den entsprechenden Radien eines reinen
Fahrenramus.

a_1) Ra₂₆, p, J₄; a_2) Ra₂₇, p, J₁₂; b_1) Ra₂₇, p, J₄; b_2) Ra₄₇, p, J₁₂; c_1) Ra₇₃,
d, J₁₂; c_2) Ra₆₆, p, A₂₁.

Zellen sehr lang gestreckt sind; sehr viel länger und schmaler als die entsprechenden Zellen der Megapodius-Erstlingsfeder (Fig. 37). Von Radius zu Radius nimmt die Anzahl der Zellen und damit die



FIG. 37. — *Perdix p.*

a) Ra_3 der Ramusspitze im Vergleich mit:

b) Ra_3 der Ramusspitze einer Erstlingsfeder von *Megapodius freyc. r.* und mit

c) Radius eines Fahnen/Dunenramus einer Erstlingsfeder von *Megapodius*, der in seiner Länge dem Radius des Rebhuhns entspricht.

Radiuslänge im Pennulum und Basalstück sehr rasch zu (Fig. 38 a). Vor der Umwandlung in Dunenzellen, werden die Pennulumzellen noch schmaler, verlieren ihre Fortsätze und besitzen am distalen Zellende nur eine ganz schwache Verdickung. Das Vorwachsen der 4 Fortsätze und die Verdickung des Nodus — als typische Zeichen der Dunenzelle — vollzieht sich hier erst nach der Bildung der Basaltorsion. Die Zellen des Basalstücks verschmälern sich auch und sind noch als solche an der tordierten Basallamelle zu erkennen (Fig. 38 b). Beim Vergleich mit den Radien der Megapodius-Erstlingsfeder kann man feststellen, dass die Fahnenradien der Rebhuhndune nicht als solche zu bezeichnen sind. Sie entsprechen den Radien der Megapodius-Erstlingsfeder, die kurz vor den Dunenradien liegen. Sie besitzen keine P_2 -Zellen, also keine Zellen, die den Pennulumzellen der Radien der Ramusspitze von *Megapodius* entsprechen und Zellen der reinen Fahnenstruktur sind. Die Pennulumzellen des Rebhuhnradius sind alle nur P_1 -Zellen, sie sind lang und schmal und tragen kurze dorsale und ventrale Fortsätze, haben also schon den ersten Schritt zur Umwandlung in Dunenzellen vollzogen, ohne die Vorstufe der P_2 -Zellen, die eben ein typische Element des Fahnenteils sind. Das Jugendmerkmal der langgestreckten Zellen von *Megapodius* ist hier noch weiter verstärkt, die Zellen sind noch länger geworden. Die distalen Zellenden der P_1 -Zellen sind beim Rebhuhn noch weiter vereinfacht, indem sie ihre Fortsätze meist ganz verlieren.



FIG. 38. *Perdic p.*
 Rücken: Proximalradien des sog. Fahnteils.

Der sogenannte Fahnteil der Rebhuhndune besitzt in der Differenzierung der Radien folgende 2 Merkmale des Fahnteils, die aber in der äusseren Erscheinung nicht sichtbar werden:

1. Die Differenzierung des Radius in Pennulum, Differenzierungszelle und Basalstück.
2. Der Ansatz der Radien ohne Torsion der Basallamelle am Ramus.

Dunendifferenzierungen sind:

1. Die sehr schmalen langen Zellen.
2. Die P_1 - Zellen und das Fehlen der P_2 - Zellen.
3. Der grosse Radienabstand, wodurch der lockere Bau der Rami entsteht.
4. Die geradegestreckten Radien, durch die keine geschlossene Randzone entstehen kann.

Den Fahnteil der Fahnen/Dunenrami der Rebhuhndunen kann man also eigentlich nicht als solchen bezeichnen, weil gar kein Zusammenhang mehr zwischen den einzelnen Radien des Fahnteils besteht. Der Fahnteil hat hier schon den ersten sichtbaren Schritt zur Umwandlung in Dunenstruktur vollzogen, parallel gehend mit dem Evolutionsschritt von der primären Bildung der Megapodius-Erstlingsfeder zur sekundären Form der Nestlingsdune, und ist auch deshalb zum Dunenteil des Ramus mitzurechnen und nicht wie bei Megapodius von ihm streng zu trennen. Die Megapodius-Erstlingsfeder ist durch die Struktur ihrer Radien, durch die Bildung der geschlossenen Randzone im Fahnteil, und durch das Vorhandensein reiner Fahnenrami, die bei Dunen vollständig fehlen, als Konturfeder zu bezeichnen und das Neoptil des Rebhuhns als Nestlingsdune, trotz ihrer Fahnen spitzen. Die 2 Merkmale des Fahnteils werden bei ihr von den Dunenmerkmalen verwischt und aufgelöst.

2. Die Struktur des Dunenteils der 4 Federn.

Erstlingsfeder:

Der Dunenteil umfasst hier die ganze Feder, ausser dem ersten Ramus an der Federspitze. Die Hälfte der Rami besitzen Fahnen spitzen und basalen Dunenteil, die ganze basale Federhälfte trägt reine Dunenrami.

Die Rami setzen in einem spitzen Winkel am Schaft an. Der Ansatzwinkel nimmt von distal nach proximal kontinuierlich zu und an der Basis ist er zu einem stumpfen Winkel angewachsen. Der Ramusabstand ist vom ersten zum zweiten Ast sehr gross, wird dann um die Hälfte kleiner und bleibt so ziemlich gleichmässig bis zu den reinen Dunenästen, bei denen er sich dann von Ramus zu Ramus stark verkürzt. Diese Distanz ist aber doch stets so gross, dass die Rami frei nebeneinander liegen, ohne dass sich die benachbarten überlagern. Die Ramuslänge wächst von distal bis zur Federmitte. Ca. 2 Rami vor dem reinen Dunenteil werden die Äste sehr viel kürzer und ihre Länge schwankt bis zur Basis in unregelmässigen Werten. Der Ansatz der Radien am Ramus ist zweidimensional im Fahnen- wie im Dunenteil. Durch die Torsion der Basallamelle werden die Radien nach allen Seiten des Ramus gerichtet, so entsteht ein Dunenramus, der eine kreisförmige Ausdehnung der Radien besitzt (Fig. 39). Der Radienabstand ist an der Ramusspitze am grössten, in der Mitte dichter und an der Basis am dichtesten, und die Distalradien dichter als die Proximalradien. Die Radienlänge wächst von ramusdistal nach -proximal.

Bei der Beschreibung der Radien des reinen Dunenteils teile ich den Radius in die Abschnitte A—E, entsprechend den Zellvarianten. Die Radien der Ramusspitze sind ca. 15 mm lang und bestehen aus 25—28 Zellen. Die



FIG. 39.

Megapodius freyc. r.
Erstlingsfeder, Rücken: Ra₂₂.
Abwinkelung der Radien vom
Ramus (Radien nach der
Torsion abgeschnitten).

○ dorsal, ○ ventral,
○ lateral.

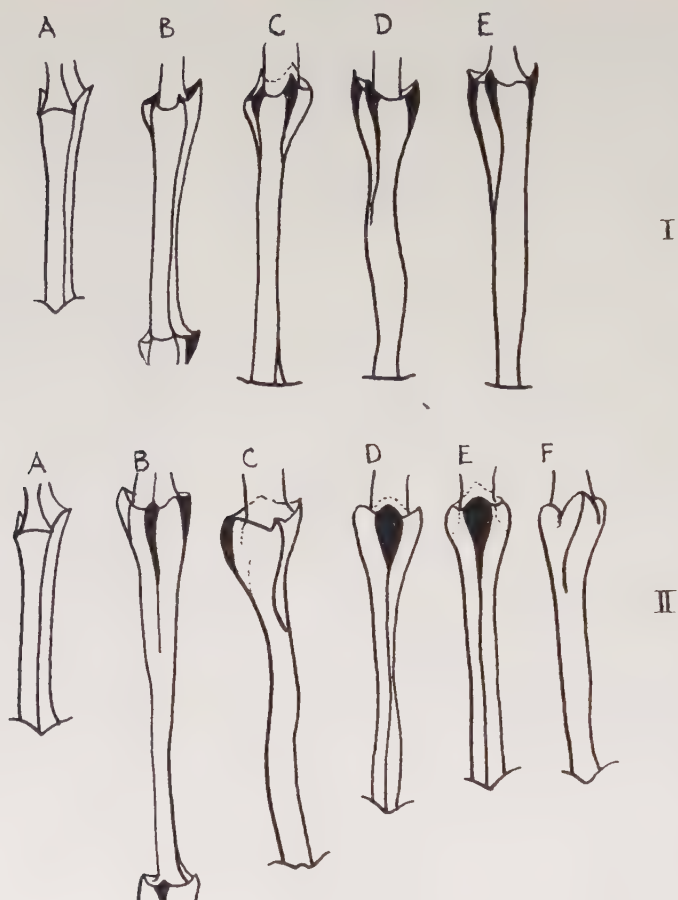


FIG. 40. — I. *Megapodius freyc. r.*

Dunenstruktur der Erstlingsfeder: 22. Ramus Ra₁₅₋₂₀, nat. Gr.: 15 mm.

A) Z₁₋₄; B) Z₅₋₁₀; C) Z₁₁₋₁₄; D) Z₁₅₋₁₉; E) Z₂₀₋₂₈.

II. *Megapodius freyc. r.*

Dunenstruktur eines Radius aus der Ramusmitte und -basis einer Erstlingsfeder: Ra₁₀₀, nat. Gr. 18 mm.

A) Z₁₋₅; B) ; 6-10 C) Z₁₁₋₁₇; D) Z₁₈₋₂₃; E) Z₂₄₋₂₉; F) Z₃₀₋₃₃.

Struktur der Zellen ändert sich von distal nach proximal, wie aus den Abbildungen ersichtlich ist (Fig. 40, I, A—E). Auf die letzten Zellen der Radiusbasis folgt eine kurze undifferenzierte Zelle, die sich an ihrer Basis verflacht und den Übergang zur schmalen tordierten Basallamelle bildet (Fig. 40, I).

Man kann feststellen, dass die Differenzierung der Zellen von radiusdistal nach- proximal fortschreitet, wobei sich jeweils das distale Zellende stärker ausprägt, indem es sich vorwölbt und an seinen 4 Kanten kleine Fortsätze vorwachsen. Die Wölbung des Zellkopfes läuft in den langen schmalen Zellhals aus, der sich unterhalb dieser verengt und gegen die Basis zu in 4 Kanten wieder auseinander läuft, die genau auf den 4 Kanten der benachbarten Zelle enden. Bei allen diesen Radian ist keine Zelle gleich der andern, obschon man eine gemeinsame Grundform erkennen kann, ständig ändert sich die Richtung der Kanten ohne besondere Gesetzmässigkeit. Die Zellen sind nicht radial symmetrisch, sondern die Vorwölbung des Zellkopfes ist immer nach einer Seite besonders stark. Da aber die Dunenzelle und der Ramus mit den Radian ein nicht dorso-ventrales Gebilde ist, kann man die Richtung der Vorwölbung nicht genau festlegen (Fig. 40, I, C, D).

Die Radian verlängern sich etwas von der Ramusspitze bis zur-basis. Diese Verlängerung entspricht sowohl einer Vergrößerung der Zellenzahl, als auch einer Verlängerung der einzelnen Zelle.

Bei den Radian von der Ramusmitte bis zur-basis unterscheide ich wieder 5 Zellvarianten. Die langen schmalen Zellen der Radiuspitze sind gleich den eben beschriebenen der Distalradian (Fig. 40, II, A). Die Veränderungen der Zellnodi, die sich in den einzelnen Radiusabschnitten vollziehen, zeigen sich deutlich in den Abbildungen (Fig. 40, II, A—E). Auch bei diesen Radian liegt vor der Basallamelle eine Übergangszelle, die sich an ihrer Basis verflacht und in die tordierte Basallamelle übergeht (Fig. 40, II).

Man kann bei der ganzen Feder eine Steigerung der Differenzierung innerhalb des Radius und innerhalb des ganzen Ramus feststellen.

Adultfeder:

Der Dunenteil der Adultfeder umfasst ungefähr zwei Drittel der Gesamtfeder. Im distalen Drittel des Dunenteils besitzen die Rami an ihren Spitzen einen Fahnteil, und im basalen Federdrittel sind reine Dunenrami ausgebildet.

Die Rami setzen distal in einem spitzen Winkel, der zwischen 60 und 80 Grad liegt, am Schaft an. Dieser wächst bis zur Basis zu einem stumpfen Winkel an. Der Ramusabstand ist im Dunenteil sehr eng. Dieser Dichteunterschied ist daraus ersichtlich, dass

in der Ramusmitte auf einer Strecke von 10 mm ca. 35 Radien liegen, während an der Basis 60 Radien auf die gleiche Strecke kommen. Die Radiendichte ist so gross, dass sich die Äste überlagern. Ein Teil der Rami biegt kurz nach dem Ansatz am Schaft ab und kommt über die anderen Äste zu liegen. Es entsteht so ein

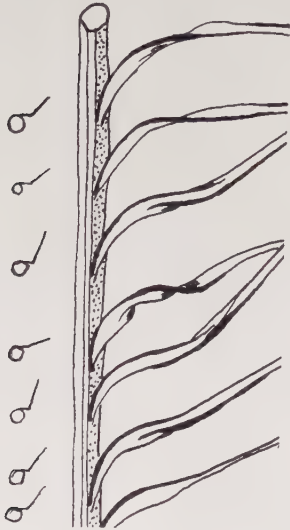


FIG. 41. — *Megapodius freyc. r.*
Adulte Rückenfeder R₇₅ Abwinke-
lung der Radien vom Ramus.



FIG. 42. — *Megapodius freyc. r.*
Adultfeder. Rücken: R₅₁ Abwinke-
lung der Radien vom Ramus an
der Ramus spitze.

dichter Pelz im Dunenteil (Pl. II). Die Rami, die eine Fahnen Spitze besitzen, sind die Längsten und die reinen Dunenrami werden kontinuierlich kürzer.

Alle Radien setzen zweidimensional am Ramus an. Die Torsion der Basallamelle ist aber von der Art, dass die Dunenradien in der Ebene liegen bleiben; wenige sind um 30 Grad nach ventral gerichtet (Fig. 41). Nur an der Ramusspitze sind die Radien nach allen Richtungen des Raumes gelegen (Fig. 42). Die Radienlänge nimmt von ramusdistal nach- proximal zu. An der Ramusspitze sind die

Proximal- und Distalradien noch gleich lang. Noch vor der Ramusmitte werden die Proximalradien länger als die Distalradien. Dieses Längenverhältnis entspricht der gleichen Situation der Haken- und Bogenradien im Fahmenteil. Im Gefüge der ganzen Feder liegen die Distalradien meist auf der Dorsalseite der Feder und die Proximalradien ventral, sodass eine dachartige Überlagerung entsteht. Die um 30 Grad nach ventral gerichteten Radien beider Ramusfahnen haben wahrscheinlich eine Abstützfunktion; sie ermöglichen die Bildung einer isolierenden Luftschicht zwischen den Radien. Der Abstand der Radien nimmt von der Ramusspitze zur Basis ab.

Bei den Radien des distalen Ramusteiles ist auch eine Steigerung der Differenzierung von der Radiusspitze nach der Basis zu, zu beobachten. Und zwar differenziert sich auch hier das distale Zellende, das sich von distal nach proximal immer stärker vom schmalen Zellhals absetzt, sich vorwölbt und seine kleinen Fortsätze an den 4 Kanten hochbiegt (siehe Fig. 43, I, *a—g*).

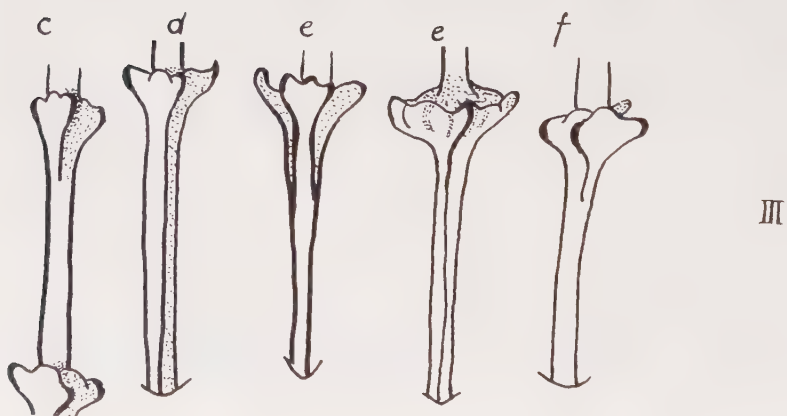
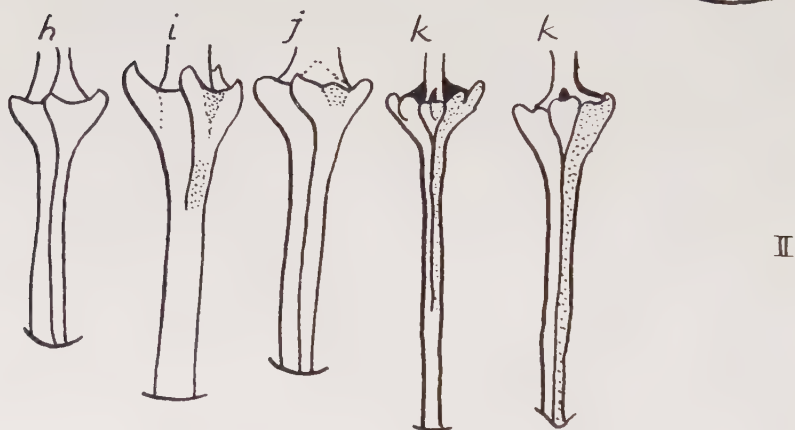
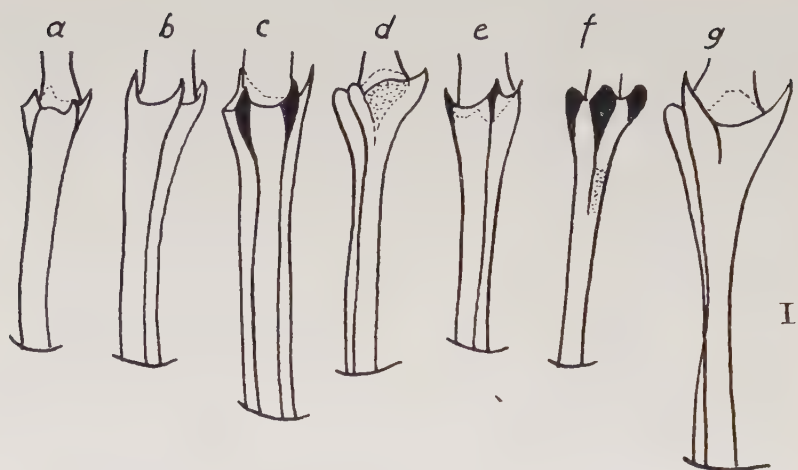
Der Radius der Ramusmitte ist 31 mm lang und besitzt 59 Zellen. Das ist ein Unterschied von 12 Zellen zu den Radien der Ramusspitze (Fig. 46). Die Zellen der Radiusspitze gleichen den distalen Zellen des vorherigen Radius (Fig. 43, I, *a, b, c*). Auch hier befindet sich die stärkste Zelldifferenzierung an der Radiusbasis (Fig. 43, II, *k* und 43, I, *a—i*). Bei jeder Zelle ist die Orientierung der 4 Kanten mit ihren Fortsätzen eine andere.

An den Radien der Ramusbasis sind die extremsten Strukturen von Dunenzellen zu finden. Die Anzahl der Zellen ist gleich wie bei den Radien der Ramusmitte. Der Radius ist aber um 0,4 mm länger, was durch die längeren Zellen bedingt ist (Fig. 43, III). Bei den distalen Zellen sind wieder die einfachsten Strukturen ausgebildet, wie bei den vorerwähnten Radien auch. Weiter proximalwärts differenziert sich die Struktur des Zellkopfes weiter und ist an der Radiusbasis am ausgeprägtesten (Fig. 43, III, *a—f*).

Im ganzen Dunenteil der Adultfeder ist eine Steigerung der Differenzierung innerhalb der Rami und innerhalb jedes Radius von distal nach proximal zu beobachten, was aus den Zeichnungen ersichtlich ist (Fig. 43, I—III).

Juvenilfeder:

Die äussere Erscheinung der Juvenil- und Adultfeder ist gleich, nur ist der Dunenteil der Juvenilfeder etwas grösser. Bei genauer



Betrachtung sieht man, dass auch der Ramusabstand etwas weiter ist und die Dunenrami daher einen nicht ganz so dichten Pelz bilden.

Ich wiederhole hier nicht noch einmal die Beschreibung der Zellstrukturen, sie sind aus den Zeichnungen ersichtlich und mit den Radien der beiden anderen Federn zu vergleichen (Fig. 44).

Die Zelldifferenzierung ist hier an der Ramusbasis nicht so stark ausgeprägt wie bei der Adultfeder. In ihrer Differenzierungshöhe gleichen sie den Radien aus der Mitte des Adultramus.

Der wichtigste Unterschied zwischen den drei Federn liegt darin, dass, obwohl in allen drei Fällen die Radien zweidimensional am Ramus ansetzen, sie bei der Erstlingsfeder durch eine Torsion nach allen Seiten des Raumes gerichtet sind, der Ramus also zu einem vollräumlichen Gebilde wird. Bei der Juvenil- und Adultfeder aber liegen die Radien trotz ihrer Torsion flächig in der Ebene und nur ein kleiner Teil der Radien ist etwas nach ventral gerichtet. Liegt die Torsion im proximalsten Teil der Basallamelle, so wird der Radius direkt vom Ramus weggeführt: das ist die Situation der Dunenradien der Erstlingsfeder (Fig. 39). Bei der Juvenil- und Adultfeder ist die Torsion nicht so intensiv und liegt am distalen Ende der Basallamelle. Betrachtet man nochmals die Federn nebeneinander, so liegen die Dunen-Radien bei der Erstlingsfeder unregelmässig nach allen Richtungen des Raumes verteilt und die Radien der benachbarten Rami berühren sich kaum (pl. II). Bei der Juvenil- und Adultfeder dagegen liegen im Dunenteil alle Distalradien ziemlich regelmässig auf der Federdorsalseite und die Proximalradien federventral. Diese Lage der Dunenradien entspricht den Verhältnissen im Fahnenteil der Adultfeder von *Megapodius*. Der Radienabstand ist bei allen drei Federn ungefähr gleich. Die Radien sind bei der Juvenil- und Adultfeder länger als bei der Erstlingsfeder. Ausserdem zeigen die Proximalradien der Ersteren

FIG. 43. — *Megapodius freyc. r.*

Adultfeder, Rücken. Reiner Dunenramus.

- I. Dunenstruktur eines Radius der Ramusspitze: a) Z₁₋₃; b) Z₄₋₁₁; c) Z₁₂₋₁₇; d) Z₁₈₋₂₄; e) Z₂₅₋₃₃ f) Z₃₁₋₃₃; g) Z₃₄₋₃₆; h) Z₃₇₋₄₃; = h von II; i) Z₄₈₋₅₈ = i von II.
- II. Dunenstruktur eines Radius der Ramusmitte: Z₁₋₂₀ = c von I; b) Z₂₁₋₂₈ = d von I; h) Z₂₉₋₃₆; k) Z₃₇₋₄₈; i) Z₄₉₋₅₈.
- III. Dunenstruktur eines Radius der Ramusbasis: Z₁₋₁₂ = d von I; Z₁₃₋₁₅ = f von I; c) Z₁₆₋₂₈ d) Z₂₉₋₄₀; e) Z₄₁₋₅₁; f) Z₅₂₋₅₈.

einen starken Längenunterschied gegenüber den Distalradien, sie sind länger als die distalen. Dieser Unterschied tritt nur schwach an der Basis der Erstlingsfeder auf. Bei der Juvenil- und Adultfeder ist er schon nach dem ersten Ramusdrittel sichtbar. Die gleiche Grössendifferenz ist ja auch bei den Haken- und Bogenradien im Fahnenteil der Adult- und Juvenilfeder vorhanden. Und

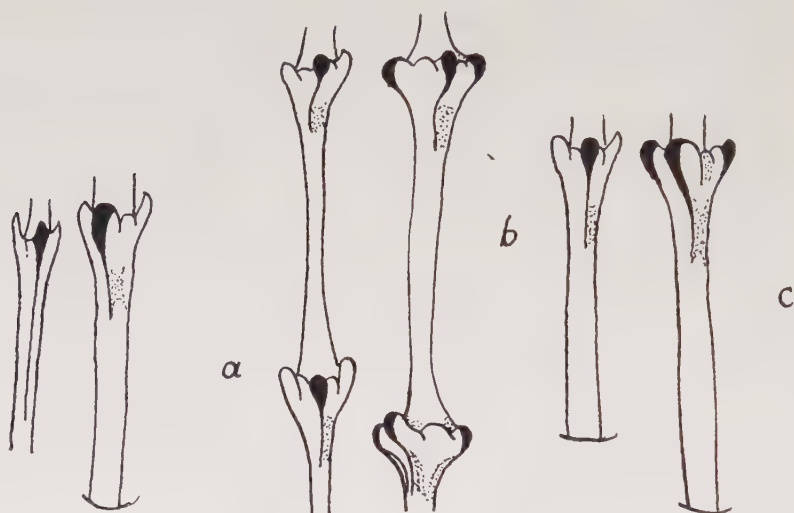


FIG. 44. — *Megapodius freyc. r.*

Dunenstruktur eines reinen Dunenramus einer Juvenilfeder.

- a) Zellen des 2. Radius der Ramusspitze; b) Zellen eines Radius der Ramusmitte; c) Zellen eines Radius der Ramusbasis.

bei der Erstlingsfeder tritt er nicht auf: Proximal- und Distalfahne unterscheiden sich hier in ihrer Differenzierung auch im Fahnenteil nicht.

Die einzelnen Radiuszellen der Nestlingsfeder sind im Ganzen länger wie die der Juvenil- und Adultfeder. Das ist auch an den Radien der Fahnenteile zu beobachten. Strukturell gleichen sich die Dunenzellen an der Ramusspitze der Adultfeder und die Dunenzellen der Ramusbasis der Nestlingsfeder, beide stehen auf der gleichen Differenzierungshöhe.

Vergleicht man an den 3 Federn die Dunenradien der basalen Rami, weil hier der Differenzierungsgrad innerhalb der einzelnen

Federn am höchsten ist, so stellt man fest, dass an homologen Stellen die Differenzierung von der Erstlingsfeder zur Juvenilfeder und noch weiter zur Adultfeder fortschreitet. Die extremsten Zellformen befinden sich an der Basis der Adultfeder (Fig. 45, c).



FIG. 45. — *Megapodius freyc. r.*

Vergleich der basalen Dunenzellen von Rami der Federbasis.

- a) Erstlingsfeder;
- b) Juvenilfeder;
- c) Adultfeder.



FIG. 46. — *Perdix p.*

Dunenteil der Büscheldune;
Abwinkelung der Radien vom Ramus.

Die Erstlingsfeder ist locker gebaut und ihre Rami bilden ein dreidimensionales Gebilde durch die nach allen Seiten des Raumes gerichteten Radien, sodass zwischen den einzelnen Federn eine isolierende Luftschicht entstehen kann zur Wärmespeicherung. Charakteristisch und sehr bedeutend für die *Megapodius*-Erstlingsfeder ist der reine Fahnenramus, den keine echte Dune besitzt, und die Fahnen spitzen mit ihrer geschlossenen Randzone, durch die der Dunenteil der benachbarten Federn ganz verdeckt wird, und die dem frischgeschlüpften Vogel ein ähnliches Aussehen wie dem Adultvogel geben. Der Bau der Erstlingsfeder ist also noch

nicht so weit aufgelockert, dass der Konturfedercharakter der Erstlingsfeder aufgehoben wird.

Nestlingsdune des Rebhuhns.

Die Rami der Rebhuhn-Büscheldune besitzen einen kurzen distalen „Fahnenteil“ und in der Ramusmitte und-basis Dunenradien. Einzelne Rami sind reine Dunenrami. Alle Rami sind ungefähr gleich lang. Die Radien setzen zweidimensional am ganzen Ramus an; durch die Torsion der Basallamelle werden sie aber nach allen Richtungen des Raumes gestellt, sodass der Ramus zu einem dreidimensionalen Gebilde wird (Fig. 46). Die Radienlänge nimmt von ramusdistal nach- proximal zu. Die Dunenradien sind kürzer als die von Megapodius. Es besteht kein Längenunterschied zwischen den Radien der proximalen und distalen Ramusfahne. Dadurch, dass man an der radial-symmetrischen Büscheldune keine Dorsal- und Ventralseite bestimmen kann, trotz der scheinbaren Schaft- und Afterschaftbildung, darf man auch bei den Rami nicht von einer Distal- oder Proximalfahne sprechen.

Für die Beschreibung der Radienstruktur habe ich die Radien eines reinen Dunenramus abpräpariert und beginne ramusdistal. Eine Beschreibung der 4 verschiedenen Zellstrukturen ist nicht notwendig, da diese aus den Zeichnungen ersichtlich sind (Fig. 47).

Auch bei der Rebhuhndune ist in der Struktur der Nodi eine Zunahme der Differenzierung festzustellen, innerhalb der Radien und der Rami je von distal nach proximal.

Man sollte annehmen, dass die Zellen der Dunenradien beim Rebhuhn, als Zellen einer typischen Büscheldune, eine höhere Differenzierungsstufe zeigen, als die der Megapodius-Erstlingsfeder. Nach unseren Untersuchungen zeigt es sich aber, dass die Nodi beim Rebhuhn sogar weniger ausgeprägt sind, wie die der Erstlingsfeder von Megapodius. Die Radien der Ramusbasis vom Rebhuhn sind in ihrer Struktur mit denen der Ramusspitze von der Megapodius-Erstlingsfeder zu vergleichen. Die Zellenlängen sind bei beiden ungefähr gleich, beim Rebhuhn oft etwas länger.

Nimmt man die Megapodius-Erstlingsfeder als Ausgangspunkt, so bedeutet die Differenzierung der Zellen der Juvenil- und Adultfeder von Megapodius ein Fortschreiten in der Differenzierungshöhe der Dunenzellen; mit dem Evolutionsschritt von der Stufe einer Megapodiuskonturfeder zur Nestlingsdune beim Rebhuhn

vollzieht sich nicht eine weitere Differenzierung, sondern eine Vereinfachung der Zellen, was an allen Radien der Rebhuhndune zu beobachten ist.



FIG. 47. — *Perdix p.*

Dunenstruktur eines reinen Dunenramus.

- a) Zellen von Radien der Ramusspitze: 1) Z_7 ; 2, 3) Z_{10} ; 4, 5) Z_{11} ; 6) Z_{17} ; 7) Z_{19} ; 8) Z_{21} .
 b) Zellen von Radien der Ramusmitte: 1) Z_4 ; 2) Z_5 ; 3) Z_7 .
 c) Zellen von Radien der Ramusbasis: 1) Z_7 ; 2) Z_{10} ; 3) Z_{11} ; 4) Z_{18} ; 5) Z_{20} ; 6) Z_{21} ; 7) Z_{23} ; 8) Basis.

C. REGIONALE VERSCHIEDENHEITEN IN DER STRUKTURELLEN
AUSBILDUNG DER KONTURFEDERN IM ERSTLINGSKLEID VON
MEGAPODIUS FREYC. R.

a) *Rückenfedern.*

Als Ausgangspunkt unserer Untersuchung der Konturfeder wurde die Rückenfeder gewählt, weil an dieser alle strukturellen Grundformen ausgebildet sind, die sich an Konturfedern finden. Wir können 4 strukturell verschiedene Teile unterscheiden:

1. Distale reine Fahnenrami.
2. Fahnen/Dunenrami.
3. Pigmentierter innerer Dunenteil.
4. Unpigmentierter basaler Dunenteil.

Diese 4 Abschnitte sind schon makroskopisch feststellbar, ihre Unterschiede werden aber deutlicher bei der mikroskopischen Analyse der Radien. Am reinen Fahnenramus und im Fahnenteil der Fahnen/Dunenrami sind die Radien differenziert in Pennulum, Differenzierungszone und Basalstück (Fig. 22). Diese 3 strukturell verschiedenen Abschnitte können wir an jedem Fahnenramus unterscheiden, und sie sind hier in der für *Megapodius freyc. r.* typischen Weise ausgebildet. Die Pennulumzellen besitzen an ihren distalen Enden dorsale und ventrale Fortsätze. Die Differenzierungszellen sind gegenüber den Pennulumzellen etwas verbreitert und zeigen bei Radien, die etwas weiter der Ramusbasis zu liegen, einen Beginn der Differenzierung in die spezifische Haken- und Bogenstruktur, indem sich ihre ventralen Fortsätze verlängern und auch einen Anfang der Ventralzahnbildung. Das Basalstück ist durch seine breiten und eher zweidimensionalen Zellen, die meist auf ihrer abgeflachten Seite einen weiteren kleinen Fortsatz ausgebildet haben, deutlich von den beiden distalen Radiusteilen unterschieden. Die Zellen dieser drei Radiusteile variieren in der für ihre Lage am Ramus typischen Weise (Fig. 22). Nie sind aber an ihnen voll ausgebildete Haken- und Bogenradien zu finden, wie sie allgemein typisch sind bei den juvenilen und adulten Deckfedern und auch bei *Megapodius*. Die Radien setzen

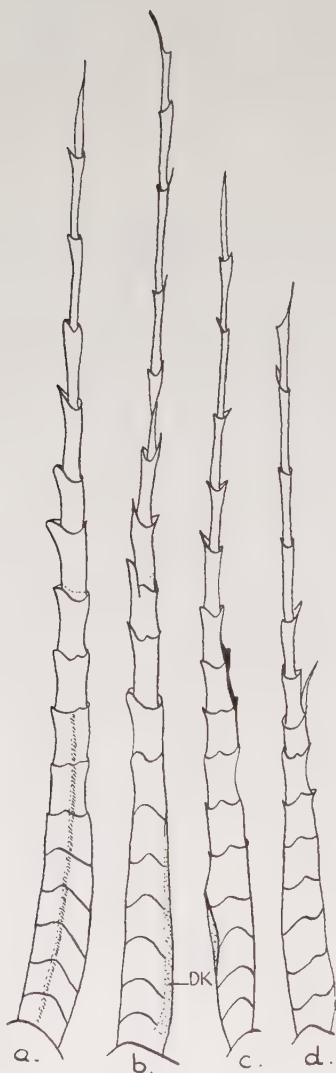
alle zweidimensional am Ramus an und liegen flächig in der Ebene. Sie sind etwas gekrümmt, sodass ihre Pennulumspitzen sich berühren und eine geschlossene Ramusfahne erreicht wird (Fig. 18). Zwischen den Differenzierungszellen der Proximal- und Distalradien besteht nur ein Längenunterschied: die Proximalradien sind länger als die Distalradien. Der Fahnenteil dieser Federn besitzt also keine zusätzlichen Festigkeitsstrukturen.

Durch die Ausbildung von Dunenradien in den basalen Ramusabschnitten der Fahnen/Dunenrami hat dieser Teil der Feder ungefähr gleicherweise Deck- wie Wärmefunktion. In einer schmalen äusseren Zone dieses Dunenanteils, der sich bei den Fahnen/Dunenrami an den distalen Fahnenanteil anschliesst, sind die Dunenradien pigmentiert; ihre Dunenstruktur ist noch nicht fertig ausgebildet wie im reinen unpigmentierten Dunenteil. Dieser pigmentierte Dunenteil dient der Erscheinung, aber seine grössere Bedeutung liegt in der Wärmefunktion.

Der vierte und basale Teil, den wir an der Rückenfeder unterscheiden, ist der reine und unpigmentierte Dunenteil. Alle Radien dieser reinen Dunenrami besitzen typische Dunenstruktur, d. h. alle Zellen des Radius bestehen aus einem langen Zellhals und einem verdickten Nodus mit 4 Fortsätzen (Fig. 40). Die am höchsten differenzierten Dunenzellen finden wir also an der Ramusbasis. Die Radiusbasis ist zu einer schmalen Lamelle geworden, die ein bis zwei Torsionen enthält (Fig. 40 II). Die Dunenradien sind ebenfalls zweidimensional am Ramus angewachsen, werden aber durch die verschiedenen Torsionen der Basallamelle nach allen Richtungen des Raumes vom Ramus weggedreht, sodass der Dunenramus eine lockere und räumliche Ausdehnung besitzt, durch die der Dunenteil eine grosse wärmende Wirkung erhält (Fig. 39). Dieser basale Dunenteil wird durch den Fahnenteil der benachbarten Federn verdeckt, er hat also keine Deckfunktion und dient nicht der Erscheinung, sondern hat reine Wärmefunktion. Der Dunenteil übertrifft in der Rückenfeder den Fahnenteil und damit den Sichtbarkeitsbereich.

Vergleichen wir nun die Rückenfeder noch mit Konturfedern aus verschiedenen Körperregionen, um die regionalen Unterschiede feststellen zu können. Besonders auffällig verschieden von der Rückenfeder sind die Federn des Kopfes, des Bürzels, der Flanke und des Bauches.

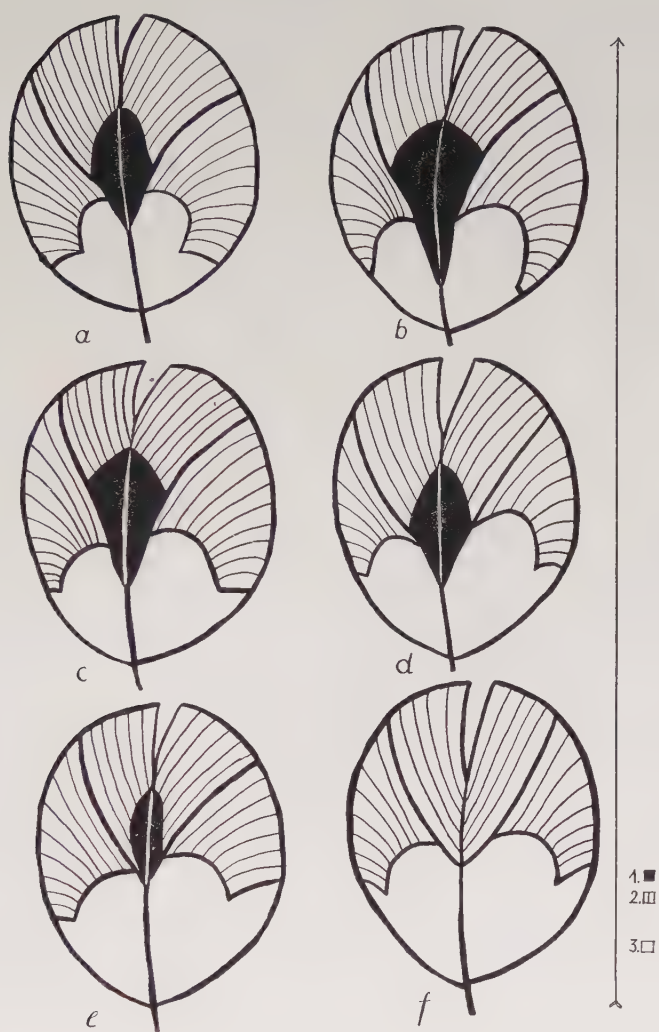
b) Kopffedern.

FIG. 48. — *Megapodius freyc. r.*

Distal- und Proximalradien der Kopffedern des Erstlingskleides:

a) Distalradius; b) Proximalradius der Kopfmitte; c) Proximalradius; d) Distalradius der vorderen Kopfregion.

Am Erscheinungsbild des Jungvogels beteiligen sich die Kopffedern mit einem grossen Fahnen- und Sichtbarkeitsbereich, sie bilden nur einen kleinen basalen Dunenteil aus, der von den benachbarten Federn verdeckt wird (Fig. 57 b). Der Fahnen- teil der Federn an der vorderen Stirnplatte ist im Verhältnis zu anderen Federn maximal; er ist im Verhältnis 7 mal grösser als bei einer Rückenfeder. Die Analyse zeigt, dass diese Vergrösserung des Fahnen- teils auf einer Zunahme der Ramusan- zahl dieses Federabschnittes beruht, während die Anzahl der Fahnen/Dunenrami und der reinen Dunenrami abnimmt. Obwohl bei den Kopffedern mehrere reine Fahnenrami neben- einander liegen, so sind doch an diesen, bis auf die Federn der Scheitelplatte, keine Haken- und Bogenradien ausgebildet. Zwischen proximaler und distaler Ramusfahne besteht ein struk- tureller Unterschied, der sich aus- prägt in einem Längenunterschied zwischen Proximal- und Distal- radien, wobei die proximalen länger sind als die distalen. Das Pennulum der Proximalradien ist länger als das der Distalradien und die Struktur der Differenzie- rungsgelenke, die immer sehr un- regelmässige Formen besitzen, ist

FIG. 49. — *Megapodius freyc. r.*

Ausdehnung der Verhakungszone im Kopfgebiet Erstlingsfeder.

a, b) Stirn vorne; *c, d)* Übergang Stirn zum Scheitel; *e, f)* Scheitel.
 1. Verhakungszone; 2. Fahnen teil ohne Verhakung; 3. Dunenteil.

bei beiden verschieden (Fig. 48 *a, b*). Diese Differenzierungsunterschiede sind an der Ramusbasis am deutlichsten zu sehen. Bei den Distalradien wachsen die ventralen Fortsätze der Differenzierungszellen etwas vor (Anfang der Hamulibildung), und bei

den Proximalradien setzt eine Krümmung des Radius ein, die durch die schrägen Zellgrenzen bedingt ist. Am Basalstück ist eine stärkere Verhornung der Dorsalkante zu erkennen, der Beginn der dorsalen Krempebildung (Fig. 48 *c, d*). An den Federn der Stirne beobachtet man an der Ramusbasis vollausgebildeten Haken- und Bogenradien, die eine gegenseitige Verhakung ermöglichen. Nur in dieser begrenzten Stirnregion ist diese eben erwähnte Differenzierung von Haken- und Bogenradien an den Erstlingsfedern zu finden. Die Federn dieser Region haben auch die grösste Anzahl der reinen Fahnenrami. Die Ausdehnung der Verhakungszone vergrössert sich von der Scheitelplatte bis zur Stirne (Fig. 49). Ebenfalls ist an der Stirne der reine Fahnenteil am grössten und der reine Dunenteil am kleinsten. Auch sind die ausgeprägtesten Differenzierungszellen an den Federn der Stirne zu finden. An den Hakenradien sind meist 3 manchmal auch 4 Hamuli ausgebildet und ein grosser Ventralzahn. Der ventrale Teil des Basalstücks ist lamellos, die dorsale Kante verhornt. Das ganze Basalstück ist rinnenförmig. Die Bogenradien besitzen ein langes, schmales Pennulum, das kurz vor den Differenzierungszellen tordiert ist. Die Letzteren besitzen schräge Zellwände und drei gut ausgebildete Widerlager, die sich umbiegen und in der dorsalen Krempe fortsetzen. An der Ventralseite der Differenzierungszellen sind ein bis drei nach der Ramusspitze zu gerichtete Fortsätze erkennbar. Der Ventralzahn ist immer anliegend. Die Bogenradien sind stark gekrümmt und ihr Basalstück ist rinnenförmig (Fig. 50). Nur bei den Federn der Stirne, deren Verhakungszone am grössten ist, zeigen die Hamuli, Widerlager und die dorsale Krempe eine maximale Differenzierung und ermöglichen so eine gegenseitige Verhakung der Proximal- und Distalradien. Bei allen anderen Kopffedern ist keine Verhakung zu beobachten, weil hier die Differenzierungszellen weniger ausgeprägt sind. Auch ist der Abstand der Rami zu unregelmässig und grösser als bei den Federn der Stirne, zu gross, um eine Verhakung zu ermöglichen.

Die Kopffedern besitzen also einen sehr grossen Fahnenteil und Sichtbarkeitsbereich und einen kleinen basalen Dunenteil. Sie haben weniger Wärmefunktion auszuüben und sind hauptsächlich Deckfedern und geben dem Vogel sein typisches Erscheinungsbild. Diese Differenzierungen an der Kopffeder, wie wir sie sonst nur an den juvenilen und adulten Deckfedern finden, sind ein weiterer

FIG. 50. — *Megapodius freyc. r.*

Erstlingsfeder.

a) Bogen- und b) Hakenradien aus der Verhakungszone einer Kopffeder.

Beweis für den Konturfedercharakter der Erstlingsfeder von *Megapodius*. Es ist auch nicht ohne Bedeutung, dass diese höchsten Differenzierungen gerade am Kopfe vorkommen.

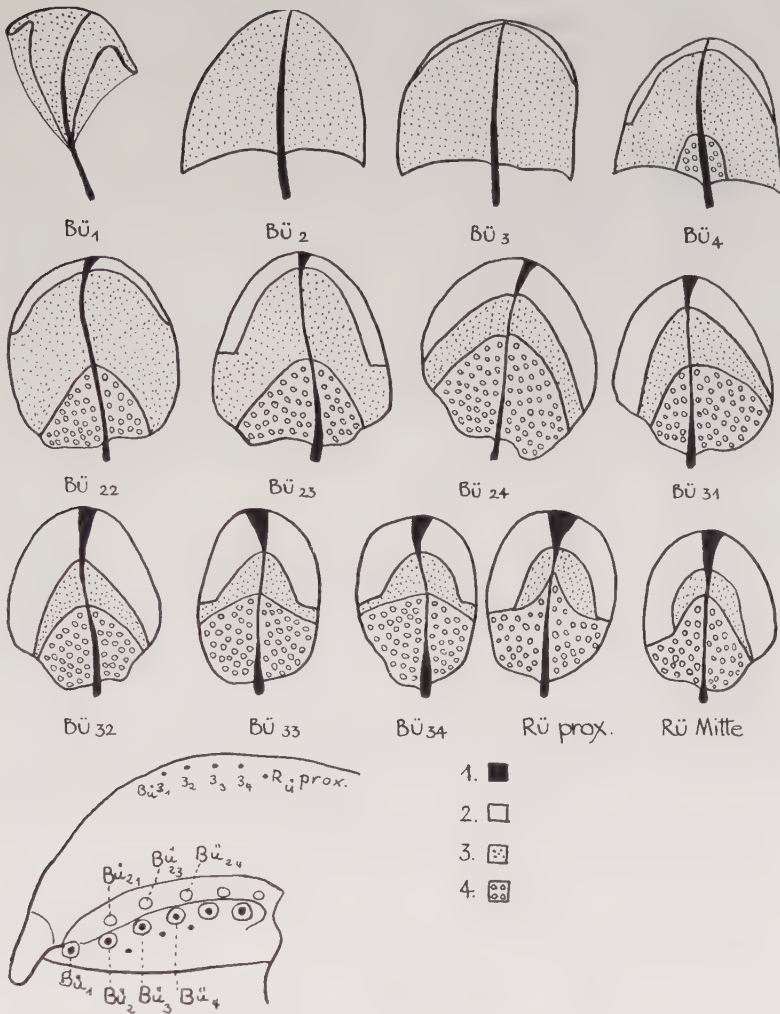
c) *Schwanzregion.*

Bei einem Vergleich der Schwanzfederzone eines Adult- oder Juvenilvogels mit der eines Erstlingskleides, fällt ein grosser Unterschied zwischen beiden auf, der besondere Beachtung verdient.



FIG. 51. — *Megapodius freyc. r.*
Bürzeldune des Erstlingskleides.

Am Schwanz des Adultvogels und auch des Juvenilvogels befinden sich normale Steuerfedern. Diese fehlen am Schwanz des Nestlingsvogels, welcher an dieser Stelle eine Art Büszeldune ausgebildet hat, die wir näher untersuchen müssen (Fig. 51). Legt man einige Federn der Schwanzregion nebeneinander, wie es in Fig. 52 von Bü_{3,4}-Bü₁ dargestellt ist, so stellt man eine langsame Umbildung der Federn bis zur vollständigen Dune des Schwanzes fest. Diese Umgestaltung vollzieht sich hauptsächlich durch Zunahme des pigmentierten Dunenteils, während der unpigmentierte Teil kleiner wird. Auch wird die Zone der Fahnen spitzen



PTERYLOSE DER BÜRZELREGION

FIG. 52. — *Megapodius freyc. r.*

Formenvergleich von den Federn der Bürzelregion.

1. reiner Fahnteil; 2. Fahnteil der Fahnen/Dunenrami; 3. pigmentierter Dunenteil; 4. unpigmentierter Dunenteil.

immer schmaler. Die Federn, die unmittelbar neben den Schwanzfedern liegen, besitzen eine kaum erkennbare Randzone von Fahnen spitzen, die ganze übrige Feder besteht aus pigmentierten

Dunenradien. Die Schwanzfeder selber ist vollständig zur Dune umgebildet.

Die Äste des reinen unpigmentierten Dunenteils sind meist gegenüber den Fahnen/Dunenrami stark verkürzt, sodass der Umriss der Feder an dieser Stelle eine Einbuchtung aufweist. Mit der Grössenabnahme des unpigmentierten Dunenteils nimmt die Länge der basalen Rami des pigmentierten Dunenteils zu, wodurch die Feder an ihrer Basis sehr viel breiter wird. Die Rami erreichen fast die Länge der ganzen Feder. Der Umriss der Feder ist im Rücken eher eiförmig, hier aber ist er fast schirmförmig (Fig. 52).

Der Winkel zwischen Ramus und Schaft wird an der Federbasis immer spitzer und ist bei den Schwanzfedern am kleinsten. Dieser spitze Winkel ist einer der Hauptfaktoren, die die büschelartige Form der Schwanzfeder ausmacht. Bei den übrigen Federn des proximalen Rückengebietes befindet sich ein solcher spitzer Winkel nur im distalen Teil der Feder, während der Winkel an der Federbasis ein rechter ist, die Rami also waagrecht vom Schaft abgehen.

Eine weitere Umänderung erfährt die Calamusbildung. Bei allen Federn, bis auf die der Schwanzregion, ist der Calamus kurz. An seinem Ende teilt er sich in Schaft und Afterschaft, die sich scharf getrennt gegenüber liegen (Fig. 53 *a*). Die Markstruktur des Schaftes und des Afterschaftes beginnt an der Basis derselben und geht nicht in den Calamus über. Die letzten Rami der Feder setzen ein kleines Stück oberhalb der Schaftbasis an. Bei den Federn der Schwanzregion verlängert sich der Calamus. Schaft und Afterschaft sind nicht mehr scharf voneinander getrennt, sondern zwischen beiden liegen ein bis zwei Rami, durch die sie miteinander in Verbindung stehen. Schaft und Afterschaft liegen aber doch noch flächig aufeinander, was bei der büschelförmigen Schwanzfeder nicht mehr der Fall ist. Der Calamus ist hier noch länger. Zwischen Schaft und Afterschaft liegen seitlich mehrere Rami, die aus dem Calamus ein einheitliches Rohr machen und der Feder so ein büschelförmiges Aussehen verleihen. Die Verhornung, Pigmentierung und Markbildung reichen noch ein Stück weit in den Calamus hinein (Fig. 53 *b* u. *c*).

Diese Verlängerung des Calamus geht parallel mit der Verkürzung des unpigmentierten Dunenteils. Man kann diese Veränderung der Feder folgendermassen erklären. Bei den Federn der Bürzelregion setzt der Unterbruch in der Differenzierung der Schaft-

struktur immer weiter federdistal ein, noch bevor die Ramusdifferenzierung aufhört, sodass die letzten Rami in der seitlichen Bildungszone liegen bleiben, also nicht mehr mit dem Schaft hoch



FIG. 53. — *Megapodius freyc. r.*

Erstlingskleid: Zusammenhang von Schaft und Afterschaft bei einer Rückenfeder und einer Bürzeldune.

a) Rücken; b) Bürzelregion; c) Übergang vom Bürzel zum Rücken.

wachsen, und so zwischen Schaft und Afterschaft zu liegen kommen. Sehen wir uns daraufhin noch einmal die Federn der Schwanzregion an, so können wir an ihnen diese Verschiebung des Differenzierungsunterbruches beobachten, sie führt von den Federn des Rückens mit der normalen Calamusbildung, bei der Schaft und Afterschaft scharf getrennt sind, zu den Federn der Schwanzregion, wo zuerst

nur ein Ramus, dann 2 und bei den Schwanzfedern 4—5 Rami zwischen Schaft und Afterschaft liegen (Fig. 52, 53 c).

Während diese Umbildung des Calamus der Feder ein büschelförmiges Aussehen verleiht, so wird ihr Dunencharakter haupt-

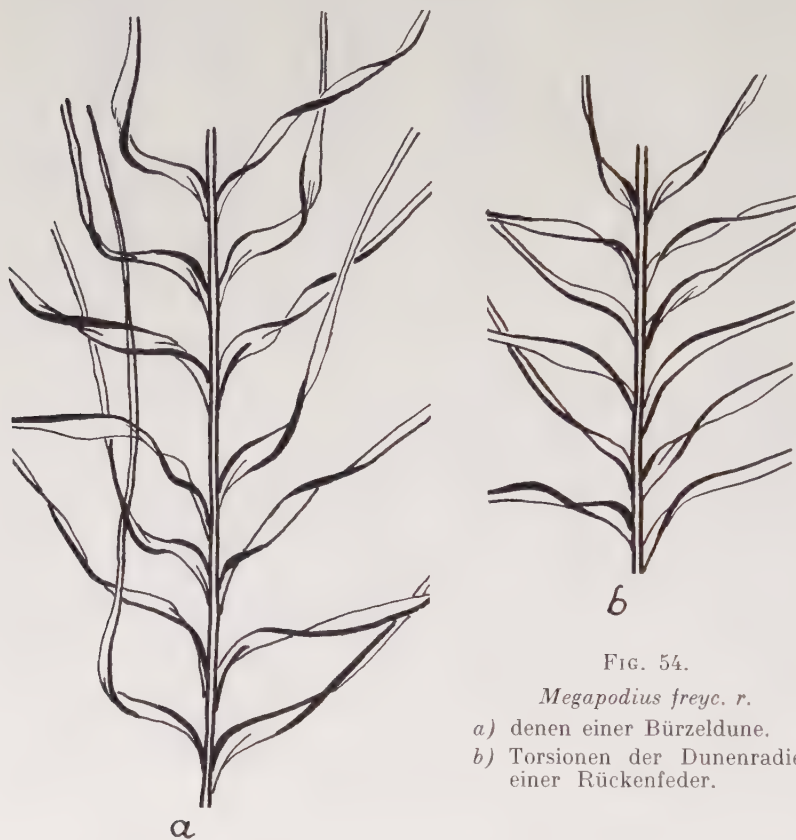


FIG. 54.

Megapodius freyc. r.

a) denen einer Bürzeldune.

b) Torsionen der Dunenradien einer Rückenfeder.

sächlich durch die Veränderung der Radienstruktur hervorgerufen. Ein Hauptcharakteristikum der Dune ist ja die Basaltorsion ihrer Radien, durch die die Strahlen in alle Richtungen des Raumes gedreht werden. Diese Basaltorsion finden wir auch an allen Radien der Schwanzfeder, sodass die Feder auf diese Weise eine lockere Büscheldune wird. Die Basaltorsion ist hier besonders stark und ausgeprägt, meistens besitzt jeder Radius zwei, manchmal auch drei Torsionen an seiner Basallamelle. Dadurch werden die Radien

FIG. 55. — *Megapodius freyc. r.*

Erstlingsfeder, Bürzeldüne.

1—4 Radien der Ramusspitze; 5, 6 Radien der Ramusmitte; 7, 8 Radien der Ramusbasis.

1, 3, 5, 7 = Distalradien; 2, 4, 6, 8 = Proximalradien.

scharf aus der primären Fläche vom Schaft weg nach dorsal und ventral gedreht, sehr viel stärker als die Dunenradien der Rückenfeder (Fig. 54).

Untersucht man nun die Feinstruktur dieser Dunenradien der Schwanzfeder, so gleichen sie den Radien an der Ramusspitze einer Rückenfeder. Auch bei ihnen kann man die Zellen des Pennulums mit ihren dorsalen und ventralen Fortsätzen vielfach von denen der Differenzierungszone unterscheiden, auf welche ein Basalstück folgt, das in seiner Zellstruktur gleich dem der distalen Radien der Rückenfeder ist. Dieses Basalstück, das nicht wie bei den anderen Dunenradien lamellenförmig umgewandelt ist, besitzt 2—3 Torsionen. Die Zellen dieser Radien sind also nicht zu Dunenzellen umgewandelt, sondern besitzen die gleiche Struktur wie die Radien des Fahnteils einer Rückenfeder. Sie sind auch ebenfalls wie diese bis zu ihrer Basis stark pigmentiert. Ein wesentlicher Strukturunterschied zwischen Proximal- und Distalradien besteht nicht, da ja auch die Radien nicht in der distalen und proximalen Lage zu einander stehen, sondern nach allen Richtungen des Raumes gedreht sind. Man kann nur einen Längenunterschied feststellen: die proximalen Radien sind länger als die distalen (Fig. 55, 1—4). Auch die Radien der Ramusmitte und -basis weisen in der Struktur ihrer Zellen keinen Unterschied zu den gleichlangen Radien einer Rückenfeder auf. Die entsprechenden Radien liegen aber bei der Rückenfeder alle im distalen Fahnteil der Rami. Man sollte doch eigentlich erwarten, dass die Radien der Ramusbasis die gleiche Dunenstruktur der Zellen aufweisen wie bei der Rückenfeder. Bei der Schwanzfeder lassen nur die Radien der Ramusbasis einen ersten Beginn der Dunenumwandlung in ihren Zellen erkennen, wie dies auch bei Radien der Rückenfeder der Fall ist, die kurz vor dem Dunenteil liegen (Fig. 55, 5—8). Die Schwanzfeder besitzt also keine Radien, die denen im Dunenteil der Rückenfeder entsprechen. Würde man sich alle Radien der Schwanzfeder ohne Torsion im Basalstück denken und Schaft und Afterschaft in der normalen Lage zueinander, so wäre sie eine Feder mit reiner Fahnenstruktur, wie man es auch bei den Schwanzfedern eines Juvenil- oder Adultvogels findet. Der Zellstruktur nach entspricht sie also diesen Federn. Da aber die Feder durch die dunenartigen Basaltorsionen der Radien und durch den frühen Differenzierungsunterbruch des Schaftes ein büschelförmiges Aussehen erhalten hat, ist sie als eine Büscheldune

mit spezieller Radienstruktur des Bürzels zu deuten und stellt somit einen Übergang zu den Büscheldunen des Nestlings von *Perdix* und den übrigen *Phasianiden* dar (Pl. I). Schlitzt man den Calamus einer Bürzeldune und einer solchen von *Perdix* seitlich auf, und breitet sie unter einem Deckglas aus, so stellt man fest, dass

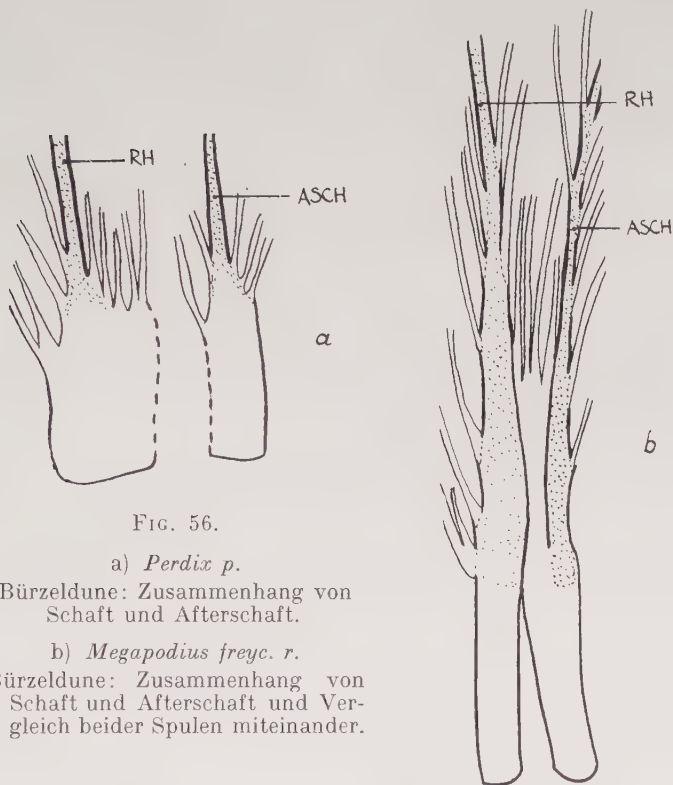


FIG. 56.

a) *Perdix p.*

Bürzeldune: Zusammenhang von Schaft und Afterschaft.

b) *Megapodius freyc. r.*

Bürzeldune: Zusammenhang von Schaft und Afterschaft und Vergleich beider Spulen miteinander.

beide sich einander entsprechende Strukturen aufweisen. Beide bilden ein einheitliches, nicht dorso-ventral getrenntes Spulenrohr, das sich aus Schaft, Afterschaft und Ramusanteil zusammensetzt (Fig. 56). Ein Teil der Rami liegt bei beiden noch in der seitlichen Bildungszone, sie liegen also nicht am Schaft, sondern bilden mit einem Teil des Spulenrohres. Die Differenzierung des Schaftes hat also früher aufgehört wie die der Rami und Radien. Bei *Perdix* liegt dieser Differenzierungsunterbruch noch weiter distal am Schaft

wie bei der Schwanzdune von *Megapodius*, sodass bei ihr der Schaft noch kürzer ist und noch mehr Rami zwischen Schaft und After-schaft zu liegen kommen.

Auf diese Weise lässt sich die Entstehung des einheitlichen Spulenrohres erklären, wie wir sie in der Schwanzregion des Jungvogels von *Megapodius* schrittweise verfolgen können und dann bei allen Nestlingsdunen der Phasianiden ausgebildet finden. Die Schwanzfedern des Jungvogels von *Megapodius* zeigen also die ersten Übergänge der Konturfeder zur Büscheldune. Die Büscheldune des Bürzels spricht auch besonders stark zugunsten der Idee, dass die Erstlingsfeder im Fahnenteil wirklich das Primäre ist und die Dune sekundär und nicht primär.

Fassen wir noch einmal die Merkmale, die diese Umwandlung der Konturfeder zur Büscheldune kennzeichnen, zusammen:

1. Verlust des basalen unpigmentierten Dunenteils.
2. Verlängerung der basalen pigmentierten Rami.
3. Verkleinerung des Winkels zwischen Ramus und Schaft.
4. Verlängerung des Calamus.
5. Basaltorsionen (2—3) aller Radian.
6. Differenzierungsunterbruch des Schaftes vor dem der Rami und Verbindung beider zu einem einheitlichen Spulenrohr.

d) *Flanke und Bauchregion*

An der Flanke befinden sich die grössten Konturfedern des Körpers. Fahnenteil und Sichtbarkeitsbereich nehmen einen grossen Teil der Feder ein. Das bedeutet also, dass mehrere reine Fahnenrami vorhanden sind und der Fahnenteil der Fahnen/Dunenrami sehr breit ist. Der pigmentierte Dunenteil beschränkt sich nur auf eine ganz schmale innere Zone, der ganze übrige basale Dunenteil der Feder ist unpigmentiert (Fig. 57). Auffallend gross ist der Fahnenteil und Sichtbarkeitsbereich der Bauchfeder. Sie besitzt bis zu 6 reine Fahnenrami und einen breiten Fahnenteil der Fahnen-Dunenrami der bis weit federbasal reicht. Obwohl hier bei der Flanke- und Bauchfeder mehrere reine Fahnenrami nebeneinander liegen, so kommt es auch hier nicht zu einer Ausbildung von Haken- und Bogenstruktur. Die Radianzellen gleichen strukturell denen der Rückenfeder. Es wäre auch hier die Ausbildung einer Festigkeits-

struktur überflüssig, da die Flanke- und Bauchfeder eine reine Deckfeder darstellt.

Der Dunenteil der Federn erstreckt sich nur über einen schmalen inneren und einen kleinen basalen Federteil. Der pigmentierte Anteil ist fast völlig verschwunden und alle reinen Dunenrami sind unpigmentiert. Die Dunenradien sind hier länger als bei einer Rückenfeder. Dadurch wird der Dunenteil der Bauchfeder weicher und seine wärmende Wirkung erhöht, trotz verkleinerter Ausdehnung des Dunenteils (Fig. 57).

Diese verschieden gestalteten Deckfedern liegen nicht in scharf abgegrenzten Regionen nebeneinander, sondern zwischen ihnen liegen kontinuierlich sich verändernde Übergangszonen (Fig. 58).

Die Grundstrukturen der Konturfeder, die wir am Anfang dieses Kapitels ausgeführt haben, ändern sich aber in all diesen verschiedenen Körperregionen nicht. Was sich umgestaltet, ist die äussere Form der Feder und der Anteil des Fahnenteils, Sichtbarkeitsbereiches und des Dunenteils. Der Erstere wird grösser, sobald die Feder mehr Deckfunktion besitzt, und der Dunenteil breitet sich aus bei Federn mit grösserer Wärmefunktion.

e) *Flügel-Deckfedern*

In seiner Funktion als Flugorgan ist der Flügel eine besondere Körperregion. Dem entspricht die hohe Differenzierung der Flügeldeckfedern. Sie besitzen alle einen sehr grossen Fahnenteil mit der besonderen Festigkeitsstruktur der Haken- und Bogenradien und nur einen kleinen basalen Dunenteil. Von den Federn der Flanke oder Schulter her sind keine Übergänge zu den Federstrukturen des Flügels vorhanden, die Flügeldeckfedern sind also scharf abgegrenzt gegen die Federn der übrigen Körperregionen.

Vom Flügelrand bis zu den Schwungfedern wächst die Grösse der Federn kontinuierlich. Die kleinsten Federn befinden sich am Flügelrand. Mit der Grössenzunahme der ganzen Feder geht eine Grössenzunahme in der Ausdehnung des Fahnenteils parallel. Der Dunenteil dehnt sich immer nur über einen schmalen Streifen an der Federbasis aus und bei den grösseren Federn erstreckt er sich im basalen Federdrittel nur als schmales Band am äusseren Rand der Fahne. Die innere Zone der Federn hat bis zur Basis hin Haken- und Bogenradien ausgebildet (Fig. 58 e).

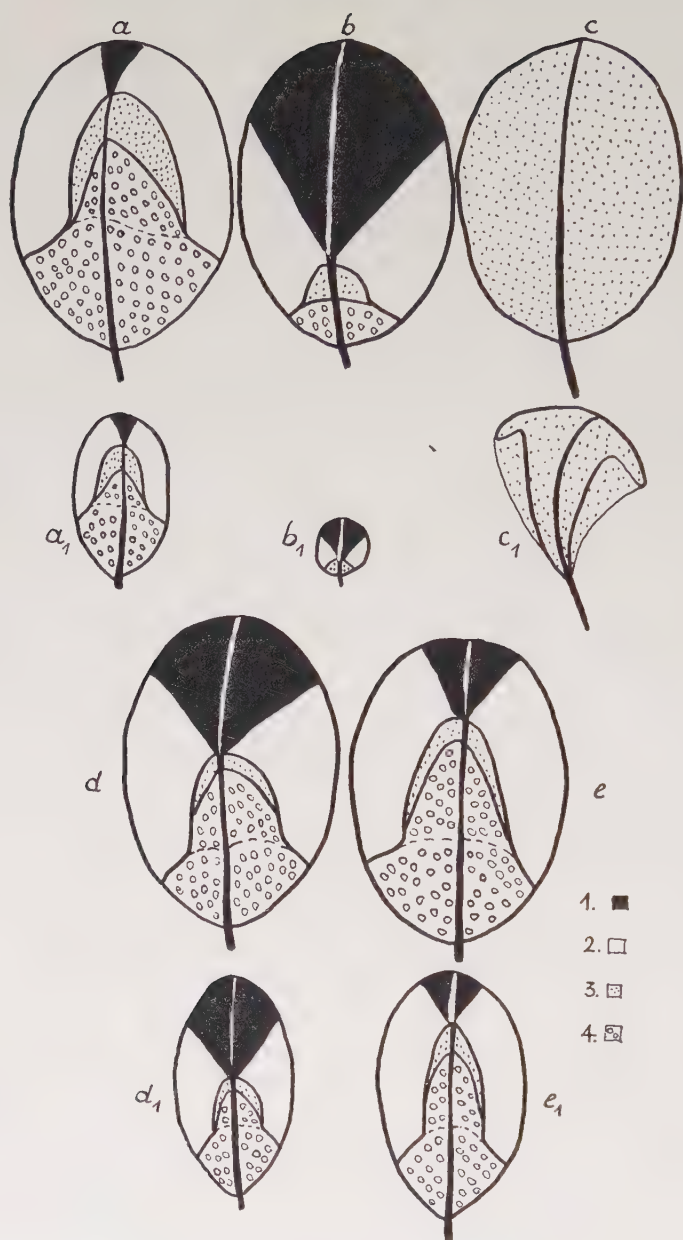


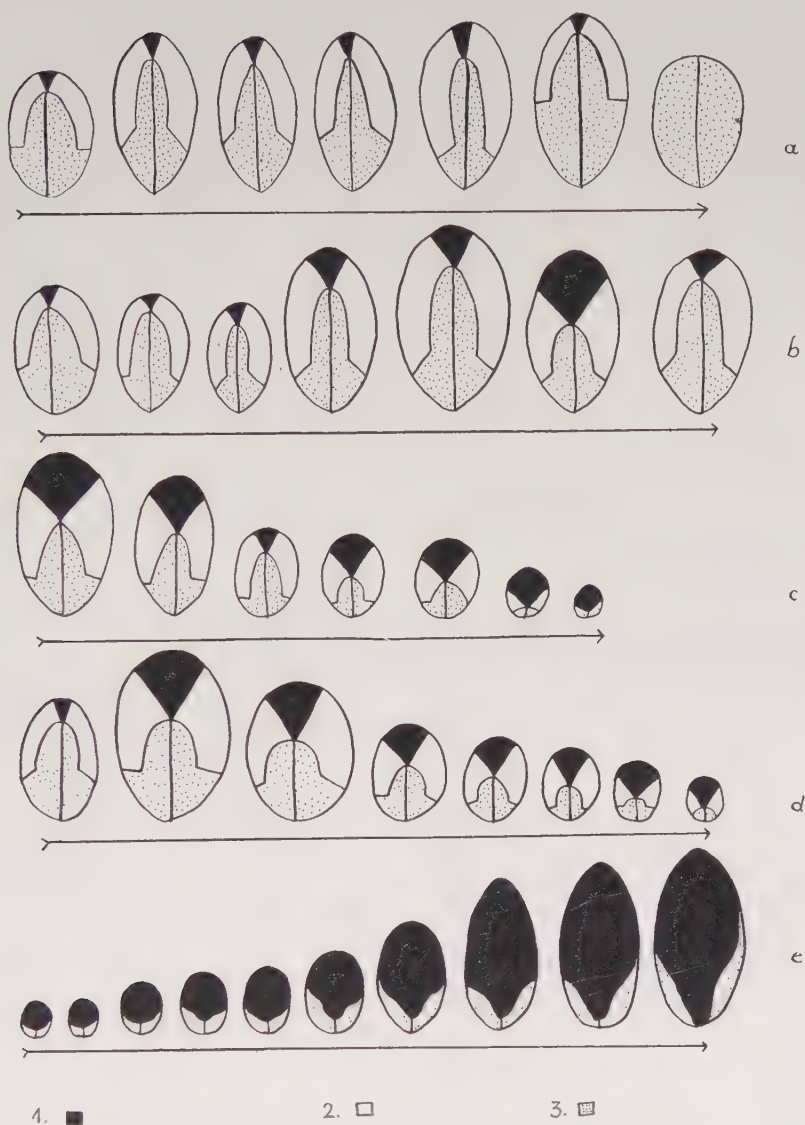
FIG. 57. — *Megapodius freyc. r.*

Vergleich von Erstlingsfedern aus den verschiedenen Körperregionen:

a) Rücken; b) Kopf; c) Bürzel; d) Bauch; e) Flanke.

a₁—e₁ Federn in nat. Gr.

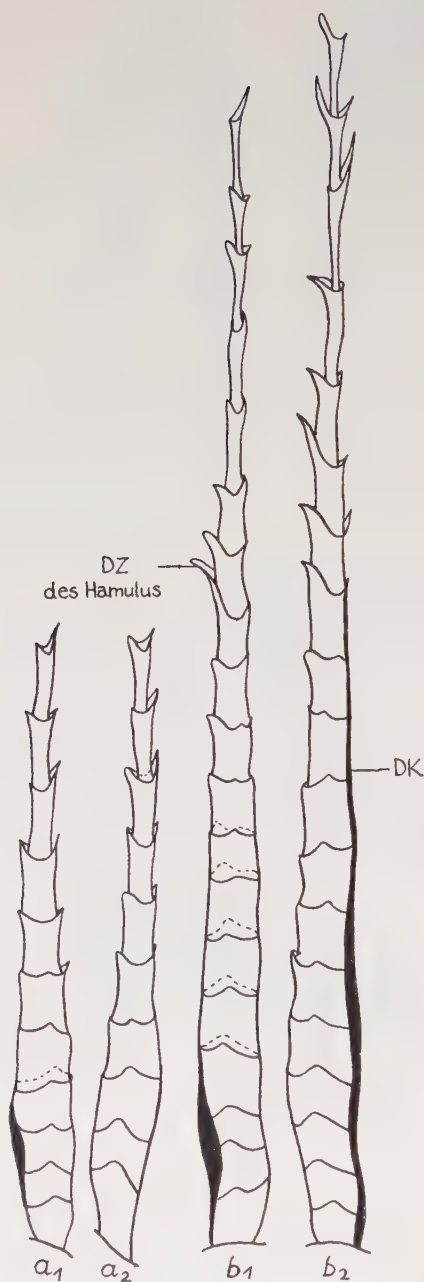
1) reiner Fahnenanteil; 2. Fahnenanteil der Fahnen/Dunenrami; 3) pigmentierter Dunenteil; 4) unpigmentierter Dunenteil.

FIG. 58. — *Megapodius freyc. r.*

Formenvergleich der Erstlingsfedern aus verschiedenen Körperregionen.

- a) Rücken bis Bürzel; b) Rücken bis Bauch; c) Bauch bis Kehle;
d) Rücken bis Kopf; e) Flügelrand bis Schwungfedern.

1. reiner Fahnen teil; 2. Fahnen teil der Fahnen/Dunenrami 3. Dunen teil.



Die Grundstruktur der Radien ändert sich nicht gegenüber denen der Rückenfeder. Die Fahnenradien ohne Haken-Bogenstruktur und die Dunenradien sind gleich denen der übrigen Körperfedern (Fig. 59). Von diesen einfachen Radienformen des Federrandes bis zur Verhakungszone hin, findet man alle Strukturübergänge bis zu den ausdifferenzierten Haken- und Bogenradien (Fig. 59). Die Hakenradien besitzen ein langes Pennulum mit langen dorsalen und ventralen Fortsätzen. In der Differenzierungszone sind 3—4 schmale Hamulizellen ausgebildet mit funktionsfähigen Häkchen. Auf diese folgen ca. 3 Ventralzahnzellen, von denen die distale einen grossen lamellenförmigen Ventralzahn ausgebildet hat, der über den basalen Hamulus hinausragt. Die übrigen ventralen Fortsätze dieser Zellen sind anliegend. Das Basalstück besteht aus brei-

FIG. 59. — *Megapodius freyc. r.*
Erstlingsfeder: Radien einer Flügeldeckfeder.

a_1 und a_2 undifferenzierte Fahnenradien der Ramusspitze;
 b_1 und b_2 Differenzierungsbeginn der Distal- und Proximalradien Ra_{50} .

ten Zellen, die auf der Dorsalseite verhornt und auf der Ventralseite lamellenartig sind. Das ganze Basalstück bildet eine Rinne (Fig. 60). Die Pennulumzellen der Bogenradien sind lang und sehr schmal und besitzen keine Fortsätze. Die letzte Pennulumzelle vor der Differenzierungszone ist tordiert und geht über in die dorsale Krempe. Die beiden ersten Differenzierungszellen tragen auf ihrer umgebogenen Dorsalseite die Widerlager und ventral 2 lange spitze Fortsätze. Die Ventralfortsätze der übrigen Differenzierungszellen sind anliegend. Das Basalstück ist breit und rinnenförmig, die dorsale stark verhornte Kante zur Krempe umgebogen, die Ventralseite ist lamellös (Fig. 60).

An den Deckfedern, der Flügel ist wieder ersichtlich, dass die Struktur der Feder zusammenhängt mit der Funktion des Flügels als motorischem Organ. Die Federn des Flügels müssen, um möglichst wenig Widerstand beim Flug zu leisten, glatt und anliegend sein. Dieses flache Anliegen wird durch die Ausbildung der Festigkeitsstrukturen im Fahmenteil bewirkt.

III. DIE THEORETISCHE BEDEUTUNG DER ERSTLINGSFEDER FÜR DIE FEDERMORPHOLOGIE

A. DIE EINZELNEN ELEMENTE DES FEDERAUFBAUES

Die Untersuchungen an der Megapodius-Erstlingsfeder haben zu Einzelergebnissen geführt, die von genereller Bedeutung sind. Daher erscheint es notwendig, in einer Revision die Grundbegriffe der Federmorphologie zu überprüfen. Die Definitionen der Hauptteile einer Feder sind am Anfang der Arbeit auf Seite 5 angeführt worden und brauchen deshalb an dieser Stelle nicht wiederholt zu werden.

Das Federkleid eines Vogels setzt sich im allgemeinen aus Konturfedern (Schwung- und Deckfedern) und Dunen zusammen. Das Hauptmerkmal einer Deckfeder ist ihre Unterteilung in einen distalen geschlossenen Fahmenteil und einen basalen lockeren Dunenteil. Die Ausdehnung des Fahnteils und damit auch des Dunenteils ändert sich je nach der Körperregion zu der eine Deckfeder gehört, und auch in den einzelnen Vogelgruppen ist sie ver-

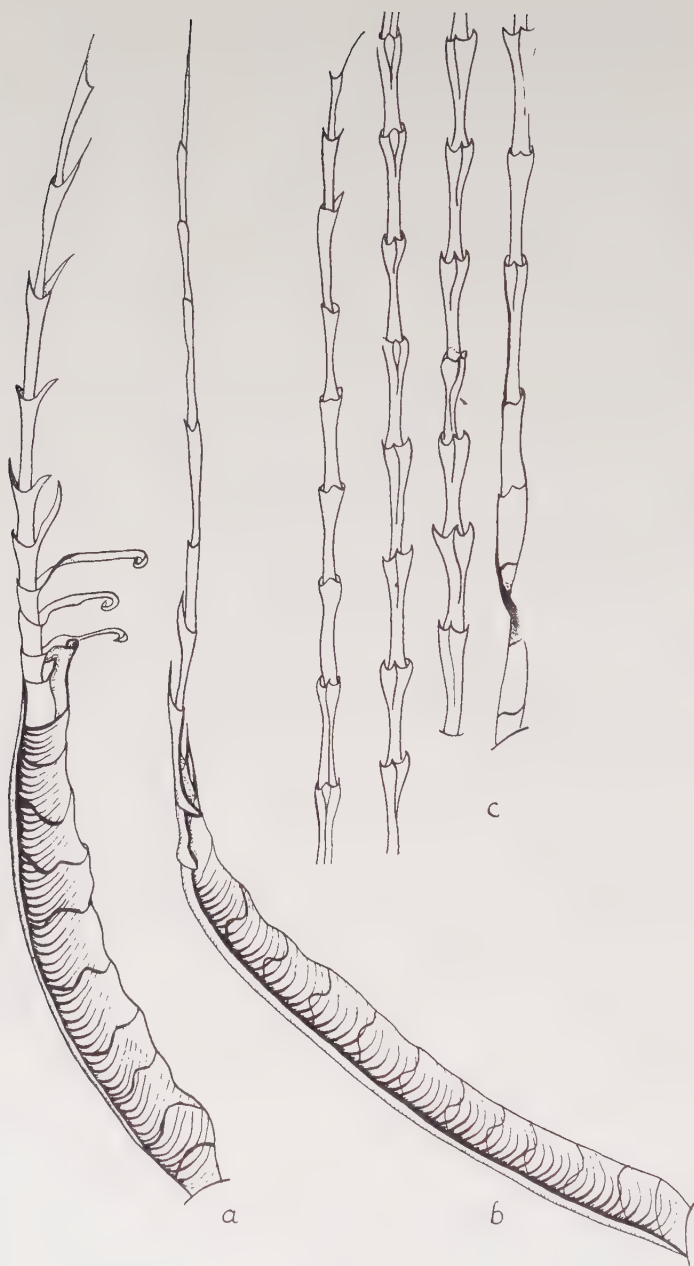


FIG. 60. — *Megapodius freyc. r.*
 Erstlingsfeder: Differenzierte Radien einer Flügeldeckfeder.
 a) Hakenradien; b) Bogenradien; c) Dunenradien.

schieden gross. Aussen- und Innenfahne sind bei der Deckfeder fast gleich gross.

Von JUHN und FRAPS (1936b) wurde die Wirkung verschiedener Feldkräfte festgestellt, die das Muster, die allgemeine Symmetrie der Feder sowie die gesamte Länge beeinflussen. Die embryonalen Feldkräfte sind bei der Determination der Federentwicklung wirksam und gehen vom Orte der ersten Anlagereihe aus. Die beiderseits dieser Anlagereihe liegenden Federn verhalten sich spiegelbildlich zueinander, und ihre Asymmetrie nimmt von der Symmetrieachse nach beiden Seiten hin zu. Beim Jungvogel von *Megapodius* sind solche Feldkräfte nur in einer leichten Krümmung des Schaftes nach rechts oder links sichtbar, beeinflussen aber nicht die Symmetrie der Aussen- und Innenfahne.

Der Charakter des Fahnen- oder Dunenteils wird durch die Radien bestimmt. Wie die vorherigen Untersuchungen gezeigt haben, finden wir im Erstlingskleid von *Megapodius freyc. r.* eigentliche Grundformen solcher Radienstrukturen ausgebildet, die für unsere Begriffsbildung entscheidend sind und von denen sich die Differenzierungen ableiten lassen (Fig. 61).

Dieses Vorgehen ist ganz besonders durch den primitiven Radienbau der *Megapodius*-Erstlingsfeder gerechtfertigt, bei der alle Radien eine klare Dreiteilung in Pennulum, Differenzierungszellen und Basalstück zeigen. Sie weisen noch keine besonderen Differenzierungen, wie z. B. die Haken- und Bogenstruktur auf. Bei der Analyse der Zellen eines Radius muss man immer zwischen zwei verschiedenen Differenzierungsgraden unterscheiden, einem morphologischen und einem funktionellen.

Der morphologische Differenzierungsgrad zeigt eine graduelle Veränderung der Zelle ohne einen Anpassungswert, d. h. ohne eine

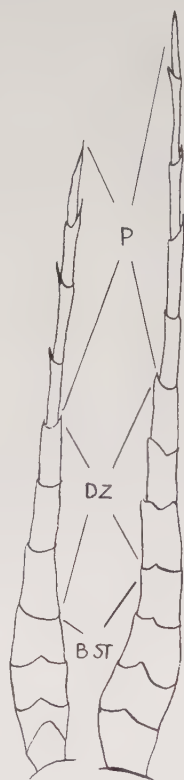


FIG. 61.
Megapodius freyc. r.
Radiusgrundform der
Erstlingsfeder.

funktionelle Bedeutung. Ein Beispiel hierfür bilden die Differenzierungen der Nodi an den Zellen der Dunenradien, in deren hoch differenzierten Ausbildungen man eine reine morphologische Bedeutung sehen kann.

Der funktionelle Differenzierungsgrad der Zellen zeigt sich immer in ihrem funktionellen, physiologischen Bedeutungswert. Als Beispiel sind hier die Reibungsfortsätze der Pennulumzellen anzuführen und die Torsionen der Basallamelle der Dunenradien, die der Wärmeleistung dienen. Es ist wichtig, diese zwei Differenzierungsweisen immer klar zu unterscheiden.

Unsere Gliederung des Radius in Pennulum, Differenzierungszellen und Basalstück ist von den bisherigen Definitionen verschieden. Es wurden bisher nur Pennulum und Basalstück gesondert. Ein Teil der Differenzierungszellen wurde zum Pennulum gezählt, der andere Teil zum Basalstück. Da aber bei *Megapodius f. r.* von den ersten Radien der Ramusspitze an diese 3 Zellarten deutlich in Gestalt und Differenzierung zu unterscheiden sind, so ist es notwendig, für diese eine verschiedene Benennung einzuführen. Wir wählten den Namen „Differenzierungszellen“, weil sich aus diesen Zellen später die Hamuli und Ventralzahnzellen ausbilden, ebenso die Zellen mit den Widerlagern bei den Bogenradien.

Die Pennulumzellen.

Die distalen Zellen des Radius, die Pennulumzellen, sind lang, schmal und von rundlichem Querschnitt. Sie tragen meist dorsal und ventral Fortsätze, die in ihrer Länge und Form sehr variabel sind. Sie können lang und spitz, oder stumpf und kurz, und anliegend oder abstehend sein. Die Anzahl der Pennulumzellen nimmt von der Ramusspitze zur -basis zu.

Die Differenzierungszellen.

Auf diese Pennulumzellen folgen meist 2—5 Differenzierungszellen. Die distalen 2—3 dieser Zellen, sind gegenüber denen des Pennulums etwas verbreitert und manchmal auch etwas kürzer als diese. Ihr Ventralfortsatz ist länger als der dorsale und ist abstehend. Die basalen 1—2 Differenzierungszellen sind noch etwas breiter als die distalen, sie tragen keine ausgesprochenen Fortsätze mehr,

höchstens noch einen kurzen auf der Ventralseite. Dieser liegt aber meistens der oberen Zelle an.

Das Basalstück.

Im Basalstück finden wir die breitesten Zellen des Radius. Sie haben keinen kreisförmigen Querschnitt mehr, sondern sind gegen dorsal und ventral abgeflacht, sodass ein ovaler bis rautenförmiger Querschnitt entsteht. Sie besitzen keine dorsalen und ventralen Fortsätze, nur auf ihrer breiten Seite sind kleine Fortsätze zu beobachten. Die zwei letzten Zellen des Basalstücks sind meist auf ihrer Ventralseite zu einer Ventrallamelle des Radius verbreitert. Auch die Zellenzahl des Basalstücks erhöht sich von der Ramusspitze zur -basis.

Die Verlängerung eines Radius entspricht also meistens einer Zellenzunahme im Pennulum und Basalstück.

Diese drei Zellarten des Radius finden wir bei allen Distal- und Proximalradien im Fahmenteil einer Feder des Jungvogels von Megapodius. Wir bezeichnen diese Strukturen als die Grund- oder Primärform eines jeden Radius, sowohl Distal — wie Proximalradius, weil sich von ihm aus alle weiteren Differenzierungen zu Haken- und Bogenradien und zu den Dunenradien ableiten lassen.

Haken- und Bogenradien.

Haken- und Bogenradien sind Spezialisierungen des primären Radius und dienen der Festigung eines Flächenorgans. Diese Festigungsstrukturen dienen den Flug-, ferner noch Deckfunktionen, thermoregulativen Leistungen sowie der Erscheinung.

An der Umbildung in Haken- und Bogenradien sind alle drei Regionen des Radius beteiligt. Die Pennulumzellen eines Hakenradius besitzen lange und abstehende Ventralfortsätze und kurze Dorsalfortsätze. Diese können sich bei den Schwungfedern noch weiter zu den Reibungsfortsätzen verlängern. (Auf die Sonderbildungen an den Radien einer Schwungfeder brauche ich hier nicht weiter einzugehen, da sie Sick in seiner Arbeit ausführlich beschrieben hat.) Die drei distalen Differenzierungszellen sind zu Hamulizellen umgebildet. Sie sind sehr kurz und auf der Dorsalseite liegen sie einander sehr dicht an, sodass es sehr schwer ist, die

einzelnen Zellgrenzen festzustellen. Durch diese Zellverkürzung und- verschmelzung erfährt der Radius an dieser Stelle eine Einbiegung. Auf der Ventralseite dieser Zellen sind die Fortsätze zu langen Hamuli mit distalen Häkchen ausgewachsen. Mit diesen befestigen sich die Hakenradien in den Kremen und Widerlagern der Bogenradien. Von den basalen Differenzierungszellen bildet die erste einen grossen dütenförmigen Ventralzahn aus, der immer auf der Distalseite über den letzten Hamulus hinausragt. Die Ventralfortsätze der übrigen Differenzierungszellen sind lamellenförmig und liegen den Zellen an. Die Zellen des Basalstücks sind breit und können auf ihrer Ventralseite lamellenförmig sein (Fig. 62 a). An den Bogenradien sind die Pennulumzellen lang und sehr schmal und ihre Fortsätze sind fast vollständig zurückgebildet. Die letzte Pennulumzelle ist tordiert und geht auf der Dorsalseite in die dorsale Krempe mit den Widerlagern über, die nur an den drei distalen Differenzierungszellen ausgebildet sind. Auf ihrer Ventralseite tragen sie Wimperfortsätze. Die Zellgrenzen der Differenzierungszellen verlaufen schräg, von dorsal unten nach ventral oben. Durch diese schräge Stellung der Zellgrenzen entsteht die starke Krümmung des Bogenradius. Das ganze Basalstück ist rinnenförmig, auf der Ventralseite lamellos und auf der Dorsalseite stark verhornt und zur Krempe umgebogen (Fig. 62 b).

In den Haken- und Bogenradien sehe ich eine sekundäre Differenzierung, welche von der primären und Grundform des Radius abzuleiten ist.

Dunenradius.

Eine weitere Spezialisierung der Radiusgrundform ist der Dunenradius. Er hat hauptsächlich thermoregulative Funktion, die ermöglicht wird durch seine Abwinklung vom Ramus durch die Torsionen der Basallamelle (Fig. 62 c).

Die Dunenradien bestehen aus einem sehr langen und schmalen Pennulum und einem kurzen Basalstück, das zu einer Lamelle umgewandelt ist und 1—3 Torsionen besitzt. Die einzelnen Dunenzellen bestehen aus einem langen schmalen Zellhals, der in der Mitte seine schmäteste Stelle besitzt und sich der Basis zu etwas verbreitert. Distalwärts weitet er sich zum Nodus aus, dessen vier Kanten meist in 4 Fortsätzen auslaufen. Die Form des Nodus mit seinen Fortsätzen variiert sehr stark und ist auch von Art zu Art

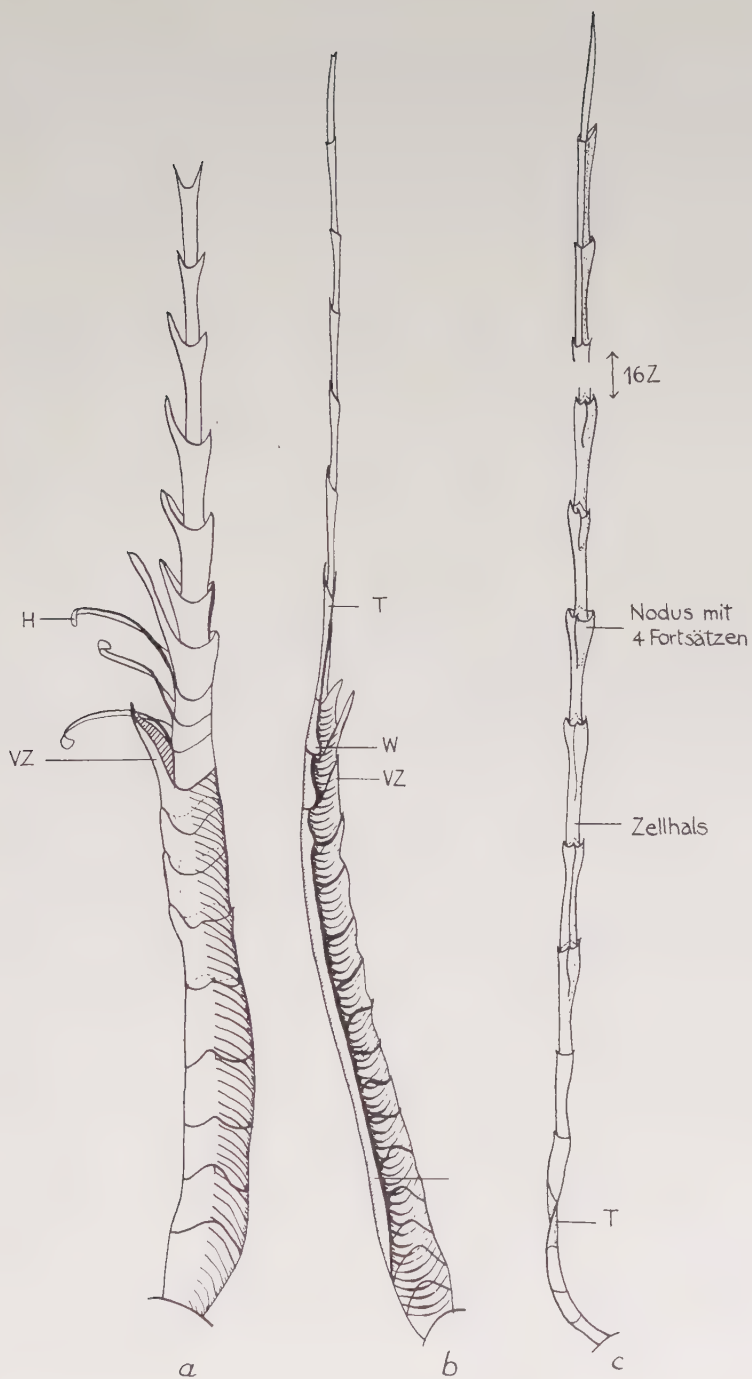


FIG. 62. — *Megapodius freyc. r.*

Erstlingsfeder: Sekundäre Radiusformen:

a) Hakenradius; b) Bogenradius; c) Dunenradius.

sehr verschieden ausgeprägt. Die Differenzierungshöhe einer Dunenzelle kann in der Ausbildung des Nodus und seiner Fortsätze abgelesen werden. Sie nimmt zu von radiusdistal nach -proximal und von der Ramusspitze zur -basis, und von federdistal nach -proximal. So finden wir also an der Federbasis in den unteren Abschnitten der Rami die höchste Differenzierung der Dunenradienzellen.

Man kann alle Übergänge von der Radiusgrundform zum differenzierten Dunenradius an der Erstlingsfeder von *Megapodius* beobachten. Das Pennulum wird stark verlängert und seine Zellen zu Dunenzellen. Dann erst werden die Differenzierungszellen und ein Teil des Basalstücks allmählich zu Dunenzellen umgewandelt. Verfolgt man diese Dunenzellbildung z. B. im Pennulum, so sieht man wie sich die dorsalen und ventralen Fortsätze zurückbilden, bis sie nur noch sehr kurz sind oder sich auch vollständig zurückbilden. Der Nodus ist kaum angeschwollen. Darauf erscheinen zwischen den zwei kurzen seitlichen Spitzen nochmals zwei kurze Fortsätze, der schwach verbreiterte Nodus besitzt nur 4 kleine Fortsätze. Bei der weiteren Differenzierung zu Dunenzellen verdickt sich der Nodus, die 4 Fortsätze treten deutlicher hervor und setzen sich in vier Rippen über den Nodus hin fort und enden im Internodium oder Zellhals (Fig. 63). Diese Zellen entsprechen den Knöpfchenzellen, die HEMPEL beschrieben hat, und die Zellen mit den kurzen Fortsätzen seinen Wimperzellen. Diese Wimperradien sieht HEMPEL als die Grundform des Radius an, von der sich Knöpfchen- und Hakenradien ableiten lassen. Da HEMPEL in seinen Untersuchungen von der Federbasis ausgeht, sieht auch er die Differenzierung von den Dunenradien der Federbasis fortschreiten zu den Hakenradien und Spiessradien. Dieser Auffassung gegenüber muss hervorgehoben werden, dass die ontogenetische Entwicklung in der Differenzierung der Radien von der Federspitze aus basalwärts fortschreitet und die Rami und Radien der Federbasis erst zuletzt ausgebildet werden. Das Primäre ist jeweils die distale Region. Zu diesem ontogenetischen kommt noch das rein vergleichend morphologische Argument. Wir haben viele Gründe, als den primären Radius den undifferenzierten Fahnenradius anzusehen, der die einfachsten Strukturen ausgebildet hat, und vergleichen wir mit diesem die Strukturen der Haken- und Bogenradien einerseits und der Dunenradien andererseits, so stellen diese

beiden Varianten eine höhere Differenzierungsstufe dar, als die Zellen, die der Grundtypus des Radius im Fahnenteil ausgebildet hat. Daher sehe ich es auch als gerechtfertigt an, die Dunenradien

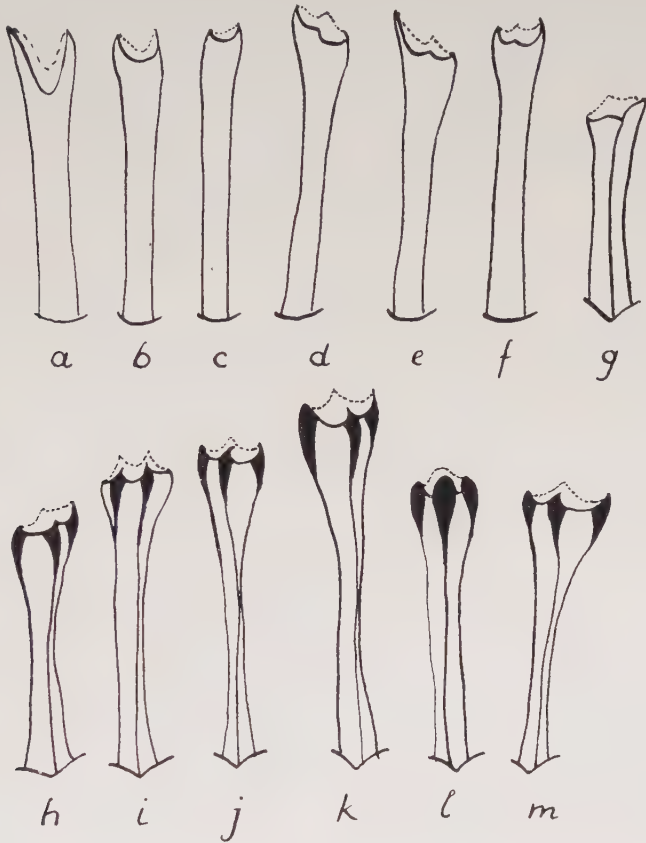


FIG. 63. — *Megapodius freyc. r.*

Erstlingsfeder: Entwicklung der Dunenzelle. Die Differenzierungshöhe steigert sich von a—m.

als die umgestaltete Form der Fahnensradien zu betrachten und als einfachste Form der Dunenzelle die ohne jegliche Fortsätze, von welcher sich dann alle komplizierten Dunenzellen weiterdifferenzieren. Auch GÖHRINGER geht in seiner Beschreibung der Dunensradien von der Federbasis aus, und sieht als Ende der Dunensradienentwicklung die Zellen an, bei denen keinerlei Fortsätze ausgebildet

sind, bei ihm sind die Wimperradien die höchste Entwicklungsstufe der Dunenradien. Dass diese nicht die höchste Differenzierungsform der Dunenzellen sind, sondern die mit breitem Nodus und starken Fortsätzen und Rippen, erweist sich dadurch, dass sie sich bei den adulten Dunenradien in noch ausgeprägtere Formen differenzieren, die nicht mehr knöpfchenförmig, sondern eher schalenförmig verbreitert sind.

Als einfachste Zellform beschreibt Göhringer die Zellform, die hinter der Basallamelle liegt. Diese Zelle ist aber in anderer Weise zu interpretieren, nämlich aus ihrer Funktion als Übergangszelle zwischen den runden Dunenzellen des Pennulums und den flachen Zellen der Basallamelle. Der runde und noch etwas verdickte Nodus (GÖHRINGER schreibt: „ihr ballonförmig aufgeblähter Nodus“) — geht über in einen schmalen Zellhals, der an seiner Basis abgeflacht ist, und so in den Übergang zur zweidimensional abgeflachten Basallamelle bildet (Fig. 64).



FIG. 64.

Megapodius freyc. r.
Erstlingsfeder:
Übergangszelle
zwischen Pennulum
und Basallamelle
an der Basis eines
Dunenradius.

Zusammengefasst sehe ich in den Dunenradien eine ebenso spezialisierte Radienform wie in den Haken- und Bogenradien.

SICK als Erster und dann GÖHRINGER beschreiben die Basaltorsionen der Dunenradien, durch die das unregelmässige Abstehen der Radien vom Ramus entsteht. SICK erklärt das alternierende Abwinkeln der Radien nach dorsal und ventral aus der alternierenden Richtung der Torsionen nach rechts und links. Die

Drehrichtung der Torsion allein bedingt aber nur eine Richtungsänderung in der Ebene. Das Abwinkeln der Radien aus der Ebene nach dorsal und ventral ist von mehreren Faktoren abhängig, hauptsächlich von der Stelle, an der die Torsion auf der Basallamelle liegt, dann von dem Stärkegrad der Torsion, und auch von der Drehrichtung. Treten mehrere Torsionen an einer Basallamelle auf, so wird die Abwinkelung des Radius noch weiter verstärkt (Fig. 65). GÖHRINGER beschreibt auch, dass die Torsionen an verschiedenen Stellen der Basallamelle liegen, stellt dies aber nicht in Zusammenhang mit der Abwinkelung der Radien.

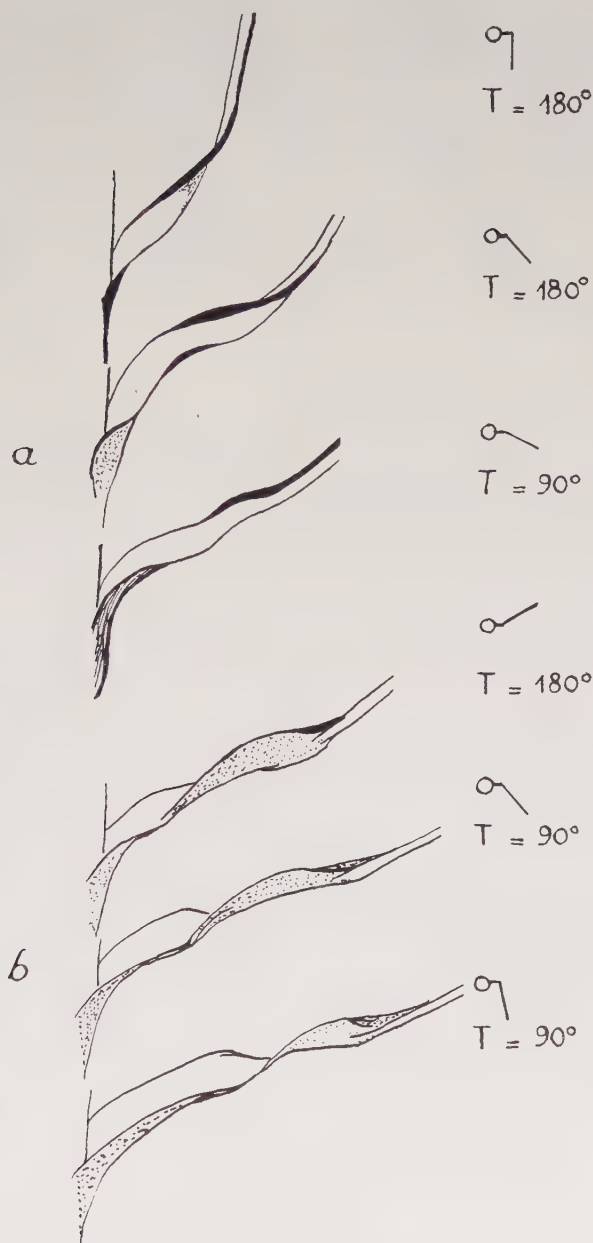


FIG. 65.

Abhängigkeit der Abwinkelung des Radius vom Ramus:

1. von der Länge; 2. von der Stärke und 3. von der Lage der Torsion in der Basallamelle.

a) Torsionen nach rechts; b) Torsionen nach links.

Die Hauptmerkmale eines Dunenradius sind also: 1. das lange Pennulum, das sich aus Dunenzellen zusammensetzt. 2. an der Radiusbasis ist eine schmale und flache Basallamelle ausgebildet, die ein bis drei mal tordiert ist. Durch diese Torsionen werden die Dunenradien vom Ramus weg nach dorsal oder ventral abgewinkelt.

Nachdem wir jetzt die einzelnen Elemente des Federaufbaus kennengelernt haben, betrachten wir nun Deckfeder und Dune als zwei verschiedene Federformen.

B. DECKFEDER

An jeder Deckfeder unterscheidet man zwei Abschnitte, einen distalen Fahnenteil und einen basalen Dunenteil. Die Ausdehnung dieser zwei Teile variiert bei Federn aus verschiedenen Körperregionen, und ändert sich auch von Art zu Art. Es gibt keine Feder, die nur aus reiner Fahnenstruktur besteht. Aussen- und Innenfahne einer Deckfeder sind ungefähr gleich gross.

Für die Betrachtung der Grundform eines Fahnenteils gehen wir auch wieder von einer Erstlingsfeder von *Megapodius freyc. r.* aus. Der Federschaft teilt sich distal in zwei Rami auf. Der Ansatz der Rami am Schaft und der Radien am Ramus ist zweidimensional. Alle Federteile liegen flach ausgebreitet in der Ebene. Die Rami liegen meist in einem spitzen Winkel zum Ramus. Die Radien sind etwas gekrümmt und ihr Abstand voneinander muss so dicht sein, dass sich ihre Pennulumspitzen berühren und so eine geschlossene Randzone bilden (Fig. 18). Rami mit geschlossener Randzone nenne ich Fahnenrami und deren Radien Fahnenradien. Dies ist ein wichtiges Merkmal des Fahnenteils, denn sobald der Radienabstand grösser wird und die Radien gerade gestreckt sind, wird die geschlossene Randzone und damit auch der Fahnencharakter des Ramus aufgehoben (Fig. 19). (Diese Auflösung des Fahnenteils ist z. B. an den Ramusspitzen der Rebhuhndune verwirklicht.) Im Fahnenteil sind die Proximalradien länger als die Distalradien. Zwischen beiden Radienarten besteht ein Unterschied in der Differenzierung der Zellen. Die einzelnen Radien sind strukturiert in Pennulum, Differenzierungszellen und Basalstück. Ausdrücklich ist hervorzuheben, dass die Ausbildung von Haken- und Bogenradien für die Grundform des Fahnenteils nicht vorhanden sein

muss, sondern ein zusätzliches und sekundäres Merkmal ist. Mit dem Vorkommen von Haken- und Bogenradien ist ein bestimmter regelmässiger und enger Abstand der Rami verbunden, so dass sie sich gegenseitig verhaken können. Der grösste Abschnitt des Fahnenteils, der von den benachbarten Federn nicht verdeckt wird, stellt den Sichtbarkeitsbereich der Feder dar und bildet im Zusammenhang mit allen Federn das Erscheinungsbild des Vogels. Diese Leistung der Feder, das Erscheinungsbild des Vogels zu bestimmen, ist bei der gewöhnlichen Federanalyse immer vernachlässigt worden, weil nur ihre Funktion als Flug- und Deckfeder und als Thermoregulator beachtet wurde. Auch in der einfachsten Ausbildung des Erscheinungsbildes eines Vogels spielt die Feder eine wichtige Rolle, sei es dass dieses Erscheinungsbild mehr dem Verbergen dient, also kryptische Bedeutung hat, sei es, dass es Signalwirkungen hat. Die Mitwirkung der Feder an der Erscheinung muss in jedem Fall als eine der Grundfunktionen der Deckfeder angesehen werden, neben den meistbeachteten thermischen, mechanischen und motorischen Funktionen. In gewissen Fällen kann die Musterbildung im Federkleid zu ganz besonders auffälligen Erscheinungen führen, die z. B. durch spezielle Schiller-, Blau-, Weiss- oder Seiden- und Samtstrukturen hervorgerufen werden.

Im Dunenteil der Feder setzen Rami und Radien zweidimensional an Schaft und Ramus an. Aber durch die Struktur der Dunenradien wird der basale Federteil zum Dunenteil. Durch die Torsionen der Basallamelle werden die Radien aus der Ebene heraus in alle Richtungen des Ramus abgewinkelt, wodurch hauptsächlich das lockere Bild des Dunenteils entsteht. Im Dunenteil einer Deckfeder sind die Proximalradien auch immer länger als die Distalradien. Dieses entspricht dem Grundplan des Fahnenteils einer Feder, bei dem immer die distalen Radien länger sind als die proximalen. Bei einer Nestlingsdune ist dies nicht der Fall.

C. NESTLINGSDUNE

Im Gegensatz zur Deckfeder ist die Nestlingsdune nicht in Fahnen- und Dunenteil zerlegbar, sondern setzt sich nur aus Rami mit Dunenradien zusammen. Sie besitzt nicht immer einen Schaft. Er ist sehr deutlich ausgebildet, z. B. bei Anatiden und beim Emu, er kann auch sehr kurz sein, z. B. bei den Phasianiden. Meistens

sind aber die Dunenrami an ihrer Basis in einer Spule zu einem Büschel zusammengefasst. Setzen die Dunenrami am Schaft an, so ist ihr Abstand voneinander sehr weit.

Die Radien der Nestlingsdune sind in ihrer Struktur ähnlich denen des basalen Dunenteils einer Deckfeder. Die Dunenzellen sind lang und schmal mit einem distalen angeschwollenen Nodus, der 4 Fortsätze ausgebildet hat. Doch sind die Dunenzellen der Nestlingsdunen meist weniger differenziert wie die der Deckfedern. Die Nestlingsdunen zeigen also morphologisch in ihren Dunenzellen eine extreme Reduktion, stellen aber funktionell als Ganzes gesehen eine höhere Differenzierungsstufe dar. Alle Radien einer Nestlingsdune besitzen die Torsionen der Basallamelle, die aber ausgeprägter sind, als bei den Dunenradien einer Deckfeder. Die Radien einer Nestlingsdune werden also stärker nach allen Richtungen des Raumes abgewinkelt. Wie schon erwähnt, besteht bei den Nestlingsdunen kein Längenunterschied zwischen den Proximal- und Distalradien. Die zweidimensionale Lage der Radien zueinander ist ja bei einer Dune aufgehoben und bei einer Büscheldune kann man überhaupt nicht mehr zwischen proximaler und distaler Ramusfahne unterscheiden.

Wir stellen nun noch einmal die Unterschiede zwischen Deckfeder und Nestlingsdune nebeneinander:

<i>Deckfeder.</i>	<i>Nestlingsdune.</i>
1. Unterteilung der Feder in Fahnen- und Dunenteil.	1. Nur Dunenteil.
2. Abgegrenzter Sichtbarkeitsbereich	2. Aufgelockerter Sichtbarkeitsbereich.
3. 2-dimensionaler Ansatz der Rami am Schaft.	3. Büschelförmige Zusammenfassung der Rami in der Spule, wenn Schaft vorhanden auch 2-dimensionaler Ansatz der Rami.
4. Minimaler Abstand der Rami und Radien voneinander.	4. Weiter Abstand der Rami und Radien voneinander.
5. Radien gekrümmt.	5. Radien gestreckt.
6. Pennulumspitzen bilden geschlossene Randzone = Fahne.	6. Keine geschlossene Randzonen, sondern lockeres Gefüge.
7. Proximalradien länger als Distalradien.	7. Proximalradien gleich lang wie Distalradien

- | | |
|--|--|
| 8. Radien strukturiert in Pennulum, Differenzierungszellen und Basalstück. | 8. Radien strukturiert in langes Pennulum und tordierte Basallamelle. |
| 9. Radien ohne Torsion liegen in der Ebene. | 9. Radien mit basaler Torsion sind aus der Ebene abgewinkelt. Räumliche Ausdehnung der Rami. |
| 10. Kurze Zellen. | 10. Lange Zellen. |
| 11. Pennulum- und Differenzierungszellen mit zwei Fortsätzen. | 11. Dunenzellen mit 4 Fortsätzen und angeschwollenem Nodus. |
| 12. Ausbildung von Haken- und Bogenradien möglich. | 12. Nie Ausbildung von Haken- und Bogenradien. |

IV. PHYLOGENETISCHE BEDEUTUNG DER ERSTLINGSFEDER VON *MEGAPODIUS FREYI* R. UND DES ZUSAMMENHANGS VON NESTLINGSDUNE UND JUVENILFEDER UND DISKUSSION

BLASZYK diskutiert in seiner Arbeit (1935) ausführlich die Bedeutung des Neoptils für die Phylogenie der Feder und stellt zwei Meinungen einander gegenüber. Ein Teil der Forscher (KEIBEL 1896, WIEDERSHEIM 1883/84 und LOWE 1933) sieht in der ontogenetischen Entwicklung der Feder ein Abbild der Phylogenie und daher in dem Neoptil vieler Nestflüchter, Jungvögel, ein Homologon der Urfeder, welches die Funktion gehabt haben muss, den Körper gegenüber Wärmeausstrahlung zu schützen. Sie begründen diese Ansicht durch die Einfachheit im Bau der Dune, deren weite Verbreitung unter den recenten Vögeln, und betrachten das Neoptil als die erste Federgeneration. Dem gegenüber steht die Meinung, das Nestkleid sei sekundär vereinfacht; es stelle keine eigene Federgeneration dar und sei nur aus den Spitzen der definitiven Federn aufgebaut. (SCHAUB 1912, JONES 1907, RIDDLE 1908). SCHAUB schreibt zwar einschränkend, dass die Neoptile nicht direkt mit der Urfeder verglichen werden können, aber doch das ihr nächstkommende Bild abgeben.

STEINER 1917 und HUENE 1914 haben eine ganz andere Begründung für die Ansicht, dass das Nestkleid erst eine spätere Erwer-

bung der Vögel sei. Sie nehmen an, dass die ersten Federn gar nicht dem Wärmeschutz dienten, sondern als Flugfedern ausgebildet waren.

Dieser Deutung schliesst sich auch BLASZYK 1935 an. Er sieht die Vorderextremität als Bildungszentrum der Federn an und versucht zu zeigen, wie sich aus einem Teil der Schuppen die Urfeder entwickelt haben muss. Er nimmt an, dass die ersten wirklichen Federn mehr den definitiven Federn geglichen haben müssen, als dem Neoptil der recenten Vögel. Er sieht also die Konturfeder als den primären Federtyp an, und sieht in den ersten Körperfedern „den Grundstein für den Erwerb der Homöothermie. Homöothermie und grosse Beweglichkeit, wie sie das Flugleben erfordert, stehen offensichtlich in ausserordentlich enger Beziehung.“ Der basale Dunenteil ist nach ihm eine sekundäre Anpassung der Feder an die Aufgabe der Wärmeerhaltung, und das Neoptil sieht er auch als eine sekundäre Anpassungserscheinung an, eben als die umgewandelten Spitzen der definitiven Feder. Er schreibt: „Die Urvögel haben physiologisch den Poikilothermen sich näher gestanden als den Warmblütlern. Die Jungen wurden in einem ziemlich weit entwickelten Zustand geboren, der es ihnen möglich machte, gleich das Leben der Alten zu führen; eine Brutpflege, wenigstens so wie wir sie bei den heutigen Vögeln antreffen, darf nicht angenommen werden. Die Tiere wuchsen sehr langsam, ihre endgültige Körpergrösse erreichten sie nicht in einem Jahr.“

Von allgemeinen und umfassenden Untersuchungen aus hat PORTMANN (1938) diese Auffassung von BLASZYK unterstrichen. Nach den Merkmalen, die bei den ursprünglichen Formen der Vögel angenommen werden müssen, entspricht der geschlüpfte Nestling von *Megapodius* den Vorstellungen, die wir uns von einem primitiven Jungvogel machen müssen. Als einziger Nestflüchter trägt der Jungvogel von *Megapodius* beim Verlassen des Eies kein Dunenkleid, und zeigt eine auffällige Übereinstimmung mit der Erscheinung der Altvögel. BLASZYK deutet diese komplizierte Ausbildung des Nestgefieders rein ökologisch und setzt die Erstlingsfeder von *Megapodius* mit der Nestlingsdune der übrigen Vögel gleich und beschreibt sie auch als die Spitze der ersten definitiven Feder und nicht als eine eigene Federgeneration. Er sieht in der Erstlingsfeder von *Megapodius* nur „eine speziell komplizierte Ausbildung dieser Federspitze.“

Wir glauben, dass die eingehende Untersuchung des frühen Gefieders von *Megapodius* uns einige Präzisionen über den Zusammenhang der ersten Federgeneration, sei es eine Konturfeder, wie bei *Megapodius* oder eine Nestlingsdune, mit der nachfolgenden Federgeneration erlaubt, zugleich auch über die Entstehung der Nestlingsdune aus der Grundform der Konturfeder, wie wir sie in der Erstlingsfeder von *Megapodius* verwirklicht finden.

Nach den primitiven Eigenschaften der ontogenetischen Entwicklung und nach der morphologischen Untersuchung des Erstlingsgefieders, dürfen wir die Federn des Jungvogels von *Megapodius* als die Grundstruktur oder den Morphotypus einer Konturfeder betrachten (Definition des Morphotypus nach BURCKHARDT 1954). Sie ist die erste selbständige Federgeneration des Vogels und von ihr aus lassen sich sowohl die Dunen und die Konturfedern mit Haken-Bogenstruktur als sekundäre Bildungen ableiten.

Wir haben nun die Frage zu beantworten, wie sich diese sekundären Federformen aus der primären der Erstlingsfeder von *Megapodius* entwickelt haben. Für diese Umwandlung der Konturfeder des Erstlingsgefieders zur Dune finden wir am Jungvogel von *Megapodius* die ersten Übergangsstadien, und zwar, wie wir es schon weiter oben (S. 484) ausgeführt haben, in der Schwanzregion. Die Schwanzfedern des Jungvogels sind zur Büscheldune umgewandelte Konturfedern. Dabei haben wir 6 Merkmale herausgestellt, die zu einer Umbildung der Konturfeder zur Büscheldune führen:

1. Differenzierungsunterbruch des Schaftes vor dem der Rami und Verbindung beider zu einem einheitlichen Spulenrohr.
2. Verlängerung des Calamus.
3. Verlängerung der basalen Rami.
4. Verkleinerung des Winkels zwischen Ramus und Schaft.
5. Basaltorsionen (2—3) aller Radian.
6. Verlust des basalen Dunenteils.

Von dieser Bürseldune aus ist es nun nicht mehr schwer, den Übergang zu den Nestlingsdunen zu finden. Wie auch schon vorher (S. 47/48) ausführlich dargestellt wurde, in dem Vergleich einer Bürseldune mit einer Nestlingsdune vom Rebhuhn, liegt der Wachstumsunterbruch der Nestlingsdunen noch früher als bei der Schwanzdune von *Megapodius*. Der Schaft der Nestlingsdune ist

daher noch kürzer; es liegen sehr viele Rami zwischen Schaft und Afterschaft und bilden so das einheitliche Spulenrohr der Dune. Die Nestlingsdune als Ganzes entspricht also der Erstlingsfeder von *Megapodius*, sie ist eine eigene Federgeneration, nicht die Spitze der Juvenilfeder.

Dort wo sie aber als Spitze der Juvenilfeder erscheint, handelt es sich um sekundäre Bildungen, die durch das Fehlen einer schaftartigen Basis zustande kommen, welche eine schärfere Trennung zwischen Dune und Juvenilfeder erzeugen würde. Diese „Spitzen“ der Juvenilfeder haben in den allgemeinen Beschreibungen eine grosse Bedeutung gehabt und sind beispielsweise an den Nestlingen von *Rhinochetus*, *Ciconia*, *Larus*, zu finden (SCHAUB 1912).

Auch SCHAUB schreibt: „... die Abtrennung der Neoptile ist zu einer Zeit erfolgt, da noch kein wesentlicher Unterschied zwischen Dunen und Konturfedern bestand, da das Federkleid der Vögel noch aus gleichartigeren Elementen als heutzutage bestand.“ Und dieses Konturfederkleid, das aus gleichartigen Elementen besteht, scheint mir beim Jungvogel von *Megapodius* verwirklicht zu sein. Vom ihm aus lassen sich die Nestlingsdunen und die Konturfedern der übrigen Vögel ableiten. Die Nestlingsdune darf nicht mehr als die Spitze der nachfolgenden Juvenilfeder aufgefasst werden, sondern gleich wie die Erstlingsfeder von *Megapodius*, als die erste selbständige Federgeneration. Diese Interpretation wird auch noch befestigt durch den Vergleich der Übergangszonen von einer Nestlingsdune zur Juvenilfeder mit der zweier Federn, die sich im Mauserprozess innerhalb eines Follikels folgen.

Die Nestlingsdune ist genau so von der Juvenilfeder zu trennen, wie die alte ausfallende Konturfeder von der im Mauserprozess neu sich bildenden. Wir bezeichnen daher die Nestlingsdune nicht mehr als Neoptil und die Juvenilfeder als Teleoptil, die zusammen ein Federindividuum darstellten, sondern sie ist die Erstlingsfeder oder Nestlingsdune der Vögel und als eine eigene Federgeneration zu betrachten.

Nicht schwer ist die formale Ableitung der differenzierten Konturfeder mit Haken- und Bogenradien aus der Grundform der Konturfeder. Den Beginn dieses Überganges finden wir auch wieder beim Jungvogel selber, nämlich bei den Kopffedern. Die Konturfedern, wie wir sie allgemein bei Juvenil- und Adultvögeln

ausgebildet finden, stellen in allen ihren Teilen eine weitere Differenzierungsstufe der Erstlingsfeder von *Megapodius* dar. Der Fahnen- und Sichtbarkeitsbereich dieser Federn ist im Verhältnis zum Dunenteil vergrössert. Die Radien des Fahnteils haben sich von der Grundform aus weiter differenziert; sie sind schon von der Ramusspitze an als Distal- und Proximalradien zu unterscheiden, und gehen dann in die Haken- und Bogenradien über. Sie bilden so im Zusammenhang der Feder eine geschlossene Fahne, die eine abgegrenzte Fläche darstellt, welche auch Musterbildungen ermöglicht. Auch im basalen Dunenteil zeigt sich in den einzelnen Dunenzellen ein weiterer Differenzierungsfortschritt. Die Nodien mit ihren Fortsätzen sind in den späteren Federn ausgeprägter als im Dunenteil der Erstlingsfeder.

Solche Musterbildungen sind bei den Megapodiden bescheiden, aber doch vorhanden. Die hier beschriebene Art *Megapodius freyc. reinw.* wie auch *Megapodius eremiti* zeigen beide ein einheitliches schwarzbraunes bis braunes Federkleid. Ausser dem kahlen Kopfgebiet, das durch die starke Durchblutung rot erscheint, ist auch die Erscheinung von *Megapodius cumingi gilbertii* einheitlich braun. *Macrocephalon maleo* ist sehr gross, auf dem Rücken einheitlich braun und auf der Bauchseite einheitlich rosarot gefärbt. Der Kopf tritt durch die hornartige Vorwölbung des Hinterkopfes stark hervor. Auch *Tallegallus cuvieri* (Less.) ist einheitlich schwarzbraun und *Megapodius duperreyi* braun.

Durch die auffällige Musterung sondert sich *Lipoa ocellata* von den übrigen Megapodiden. Die gemusterten Federn befinden sich auf einem begrenzten Gebiet des Halses und der Brust und an den Flügeln. Auf dem Scheitel sind dunkelbraune Federn ausgebildet. Vom Kopf aus über den Nacken und um die gemusterte Zone des Halses und der Brust erstreckt sich ein breiter Streifen aus einheitlich grauen Federn. Die auffälligsten Musterbildungen zeigen die Federn des Flügels. Man kann an ihnen eine Steigerung in der Differenzierung des Musters erkennen von einfach weiss, schwarz und braun gebänderten Federn bis zu den Armschwingen hin, bei denen sich diese klare Bänderung auflöst in eine Art geflammte Zeichnung der ganzen Feder. Nur an ihrem distalen Ende zeigt sie eine klare weiss braune Musterung. Die Handschwingen dagegen sind in einer schmalen distalen Zone gemustert, sie besitzen ein weisses und ein dunkelbraunes Band, die ganze übrige Feder ist

einheitlich braun. Ebenfalls auffällig gemustert sind die Schwanzfedern. Ihr distales Ende ist klar unterteilt in quere Streifen, die in Zonen von weiss, dunkelbraun, hellbraun, dunkelbraun, weiss und dunkelbraun, in dieser Reihe sich folgen. Der grösste Teil der Feder ist hellbraun mit schmalen dunkelbraunen Bändern durchsetzt, die sich gegen den Schaft hin hochbiegen. Die Steuerfedern sind wenig gemustert. Sie sind einheitlich dunkelbraun und an ihren Spitzen von drei weissen Bändern durchsetzt. Die Rückenfedern, die ja von den Flügeln zum grössten Teil verdeckt werden, zeigen fast keine Musterung.

Nicht nur wegen der Musterbildungen des Federkleides ist *Lipoa ocellata* aus der Gruppe der Megapodiden besonders hervorzuheben, sondern auch wegen der komplexen Bruttechnik (PORTMANN 1938). Man muss *Lipoa* in Bezug auf beide Eigenschaften als eine höhere Evolutionsstufe innerhalb des besonderen Evolutionsweges der Megapodiden bewerten.

Das Beispiel von *Lipoa ocellata* zeigt, dass schon innerhalb der Gruppe der Megapodiden eine Musterung auftreten kann (Pl. III u. IV). Bei *Lipoa ocellata* ordnen sich die einzelnen Farbbänder entsprechend der symmetrischen Bauart der Feder. Jede Einzelfeder ist also nach ihrem eigenen Symmetriegesetz gezeichnet. Die Binden wiederholen sich symmetrisch auf der rechten und linken Federfahne und werden durch den Schaft voneinander getrennt. Innerhalb der einzelnen Federn ist das Muster abgeschlossen. Ein solches Muster, wie wir es bei *Lipoa ocellata* verwirklicht finden, darf als ein Primitiv-Muster bezeichnet werden. In ihm fügen sich die einzelnen Federn zu einem Ornament zusammen, das auf der Wiederholung gleicher Formelemente beruht (PORTMANN 1948).

Die Voraussetzung für Musterbildungen ist die flächige Anordnung der Feder. Diese flächige Anordnung finden wir auch bei den Megapodiden, die kein Muster ausgebildet haben. Die Megapodiusfeder gilt aus verschiedenen Gründen, die wir in den vorherigen Kapiteln ausgeführt haben, als primitiv. So ist auch die Aussage erlaubt, dass mit der primitiven Konturfeder von Megapodius die Voraussetzung für optische Erscheinungen von komplexer Art, d.h. Musterbildungen, geschaffen ist. Die Entstehung einer zweidimensionalen Fahnenfläche steht nicht nur im Dienste der Festigkeit und der Wärmefunktionen, sondern auch im Dienste der Erscheinung. Wichtig in der Einschätzung der Megapodiden ist

die durchgehende Schlichtheit im Pigmentkleid, — es ist eine einfache Melaninfärbung, — das sich den übrigen Primitivmerkmalen anschliesst. Wenn bei den Megapodiden überhaupt Muster auftreten, so gehören sie dem einfachsten Mustertyp an.

Im Zentrum dieser Studie steht die besondere Gestalt der Erstlingsfeder des Grossfusshuhnes.

Trotz ihrem lockeren Aufbau besitzt diese Feder die Merkmale einer Konturfeder und verleiht dem frischgeschlüpften Vogel ein dem Altvogel sehr ähnliches Aussehen. So deutlich sind die morphologischen Primitiv-Merkmale der Erstlingsfeder von Megapodius, dass wir sie als die Grundform einer einfachen Konturfeder auffassen dürfen, als eine Grundform unter den heute beobachteten Federtypen. Auf Grund ihrer primären morphologischen Strukturmerkmale können wir eine solche Feder, wie die Megapodius-Erstlingsfeder, als den Morphotypus der Konturfeder bezeichnen. So lange wir so wenig über den Ursprung der Vögel wissen und damit auch über den Ursprung des Gefieders, bleibt die stammesgeschichtliche Stellung dieser Grundform noch abzuklären. Wir können die Megapodius-Erstlingsfeder nur als den Morphotypus der heute vorhandenen Federfahnen betrachten.

Die Strukturanalyse der Rami und Radien zeigte, dass wir im Fahnenteil der Erstlingsfeder eine Primärform des Radius finden, von der man als sekundäre Formen die Haken- und Bogenradien einerseits und den Dunenradius anderseits ableiten kann. Bisher wurde der Dunenradius als primärer Radientypus aufgefasst und es wurde wiederholt versucht, die Radienformen der Konturfeder von Dunenstrahlen abzuleiten. Unsere Analyse führt zur Ansicht, dass Fahnenstruktur auch dem einfachsten Grundtypus der Feder zukommt, dass die Haken- und Bogenradienbildung nicht unbedingt zur einfachen Fahnenbildung nötig sind. Die primäre Konturfeder vom Typus dieser Erstlingsfeder von Megapodius hat einerseits Deckfunktion, anderseits dient sie der Erscheinung und als drittes der Thermoregulation.

Der Vergleich der Erstlingsfeder mit den folgenden Federn von Megapodius (d.h. mit Juvenil- und Adultfeder desselben Follikels) klärte auch die Frage nach dem Zusammenhang von Nestlingsdunen und Juvenilfedern und die Stellung der Nestlingsdune innerhalb der Federfolgen.

Die Nestlingsdune, das sog. Neoptil, muss wie die Megapodius-Erstlingsfeder als eine erste selbständige Federgeneration aufgefasst werden. Sie darf nicht als die dunig umgewandelte Spitze der nachfolgenden Juvenilfeder betrachtet werden. Dieses Ergebnis unserer Untersuchung muss umsomehr hervorgehoben werden, als in den letzten Jahrzehnten die Deutung des sog. Neoptils als Spitze eines Federindividuums stark zur Geltung gelangt ist.

Die Form der Feder und die Ausbildung der Spule hängt ab von dem Moment des Einsetzens des Wachstums- und Differenzierungsunterbruches. Wo die Dunenrami den Ästen der folgenden Juvenilfeder direkt aufsitzen, handelt es sich um eine sekundäre Verkürzung des Wachstums- und Differenzierungsunterbruches, der im primitiven Fall die Erstlingsfeder von der nachfolgenden trennt. Einen Beginn dieses Umbildungsprozesses der Konturfeder zur Dune können wir am Erstlingsgefieder von Megapodius selber beobachten, nämlich beim Übergang der Rückenfeder zur Bürzeldune.

Obwohl der Ursprung des Federkleides nach wie vor noch ungeklärt bleibt, so darf man doch sagen, dass die Untersuchung des Gefieders von Megapodius einen Beitrag zur Erhellung der Fragen um die Formen des ersten Federkleides leistet. Auch bringt die Analyse des Gefieders Tatsachen zur Beachtung, die von einer neuen Seite die Primitivität der eigenartigen Gruppe der Grossfusshühner bezeugen.

V. ZUSAMMENFASSUNG

A. In dieser Arbeit wurde versucht, die Frage nach der Dune als erste Federgeneration zu klären. Dafür wurde die Übergangszone zwischen Nestlingsdune und Juvenilfeder mit der zweier Konturfedern während der Mauser verglichen. Beiden Zonen gemeinsam ist folgendes:

1. Die Pulpakappe der neu sich bildenden Feder ragt in den Calamus der alten, ausfallenden Feder hinein.

2. Die Differenzierung der Rami hat vor der Ausbildung der neuen Feder aufgehört und setzt erst nach diesem Wachstums- und Differenzierungsunterbruch in der Pulpakappe der neuen Feder wieder ein. Dieser Wachstums- und Differenzierungsunterbruch entspricht dem, der zwischen 2 Federgenerationen liegt.

3. Durch eine äussere Schicht, die ausserhalb der Pulpakappe liegt, sind beide Federn miteinander verbunden. Die Spitzen der Rami der neuen Feder liegen aber nicht in dieser Schicht, sondern sind mit der Pulpakappe verbunden.

Unterschied zwischen beiden Zonen:

1. Der Calamus der adulten Feder ist sehr viel stärker verhornt und sehr viel länger als der der Nestlingsdune, was aber kein Beweis dafür ist, dass beide sich nicht entsprechen.

2. Der Wachstumsstillstand zwischen zwei sich aufeinander folgenden Konturfedern ist sehr viel länger als zwischen Dune und Juvenilfeder. Daher ist auch zwischen den zwei Konturfedern die Grenzlinie stärker ausgeprägt, als zwischen Dune und der Juvenilfeder.

Aus diesem Vergleich lässt sich nun der Schluss ziehen, dass die Nestlingsdune genau so von der Juvenilfeder zu trennen ist, als ein eigenes Federindividuum, wie die alte ausfallende Konturfeder von der neu sich bildenden im Mauserprozess. Dune und Juvenilfeder bilden also nicht zusammen ein Federindividuum, sondern sind als voneinander getrennte Federgenerationen zu betrachten.

B. Aus dem Vergleich einer *Megapodius*-Erstlingsfeder mit einer Nestlingsdune der Hühnervögel ergab sich folgendes für die morphologische Wertigkeit und phylogenetische Bedeutung dieser 2 Federn.

1. Nach BURCKHARDT (1954) stellt der Entwicklungsgang der *Megapodius*-Erstlingsfeder den Morphotypus dar.

2. Die Nestlingsdune der Hühnervögel entspricht der Spitze der Erstlingsfeder von *Megapodius freyc. r.*, deren basaler Teil durch das frühe Einsetzen des Wachstumsunterbruches nicht zur Ausbildung kommt.

3. Die kurze Spule der Nestlingsdune entspricht der Spule der *Megapodius*-Erstlingsfeder.

4. Betrachten wir die *Megapodius*-Erstlingsfeder als Grundform, so zeigen alle Nestlingsdunen einen Differenzierungsschritt zur vollen Dunenstruktur hin, indem alle Strukturen der Nestlingsdune in Bezug auf die Dunendifferenzierung eine höhere Stufe darstellen.

5. Die Nestlingsdune entspricht in ihrer Ausbildung und in ihrer Wertigkeit als 1. Federgeneration der *Megapodius*-Erstlingsfeder und darf nicht mehr als Spitze der nachfolgenden Juvenilfeder aufgefasst werden, sondern wird durch Strukturen, die denen des Mauserprozesses entsprechen, von der Juvenilfeder getrennt.

C. Die Erstlingsfeder von *Megapodius freyc. r.* ist durch den makroskopischen Vergleich mit einer juvenilen und adulten Feder von *Megapodius* einerseits und einer Büscheldune von *Perdix p.* anderseits als typische Konturfeder zu betrachten.

Sie besitzt folgende Merkmale einer Konturfeder:

1. Einen reinen Fahnenanteil, es ist der 1. und einzige reine Fahnenramus der Erstlingsfeder und entspricht dem ganzen reinen Fahnenanteil der Juvenil- und Adultfeder.

2. Alle 3 Federn, Erstlings-, Juvenil- und Adultfeder, besitzen einen ungefähr gleich grossen Sichtbarkeitsbereich, d. h. der Bereich des Fahnenanteils und der Fahnen spitzen der Fahnen/Dunenrami decken sich bei allen 3 Federn.

3. Die Fahnenradien des reinen Fahnenramus und des Fahnenanteils der Fahnen/Dunenrami bilden eine geschlossene Randzone und liegen in der Ebene.

Auf Grund dieser Merkmale entsteht ein äusseres Erscheinungsbild des Erstlingskleides, das dem des Altvogels ähnlich ist und ein Konturfederkleid darstellt.

Durch folgende Unterschiede lässt sich die *Megapodius*-Erstlingsfeder von der Rebhuhndune abgrenzen:

1. Die Rebhuhndune ist ein räumliches Gebilde, die Erstlingsfeder zweidimensional.

2. Die Rebhuhndune besitzt keinen Ramus mit reiner Fahnenstruktur.

3. Die Radien des distalen Fahnenanteils erscheinen bei der Rebhuhndune nicht als Fahnenradien, weil sie gerade gestreckt sind und keine geschlossene Randzone bilden.

4. Bei der Büscheldune ist kein Sichtbarkeitsbereich abgegrenzt wie bei der *Megapodius*-Erstlingsfeder.

D. Die mikroskopische Strukturanalyse zeigt die Differenzierungsunterschiede der 4 verschiedenen Federn im Fahnen- und Dunenteil.

1. Der Fahnteil ist der Bereich der Feder, in dem die Radien ohne Torsion am Ramus angewachsen sind und mit ihren Pennulae eine geschlossene Randzone bilden.

2. Der grösste Teil dieses Bereiches ist auch zugleich Sichtbarkeitsbereich der Feder und für das Erscheinungsbild des Vogels bestimmend.

3. Die Mitwirkung der Feder an der Erscheinung muss in jedem Fall als eine Grundfunktion der Deckfeder angesehen werden.

4. Bei der Erstlingsfeder ist der Fahnteil nur Sichtbarkeitsbereich ohne Musterbildung und setzt sich aus einzelnen Ramusspitzen zusammen, die frei in kleinen Abständen nebeneinander liegen.

5. Der Fahnteil der Juvenil- und Adultfeder ist ebenfalls Sichtbarkeitsbereich, aber ein solcher höherer Ordnung, dem auch Festigkeitsstrukturen dienen. Zu diesem Sichtbarkeitsbereich ist mitzurechnen der distale Fahnteil der Fahnen/Dunenrami.

6. Bei der Erstlingsfeder sind proximale und distale Ramusfahne gleich. Bei der Juvenil- und Adultfeder sind immer die Radien der proximalen Ramusfahne länger als die der distalen.

7. Die *Megapodius*-Erstlingsfeder ist durch die Struktur ihrer Radien und durch die Bildung der geschlossenen Randzone im Fahnteil, und durch das Vorhandensein reiner Fahnenrami, die bei Nestlingsdunen vollständig fehlen, als Konturfeder zu bezeichnen und die Büscheldune des Rebhuhns als Nestlingsdune, trotz ihrer Fahnenspitzen.

8. Im Dunenteil dieser 4 Federn besitzen alle Radien eine bis drei Torsionen der Basallamelle. Bei der Erstlingsfeder und Rebhuhndune entsteht durch diese Torsion der Radien ein vollräumliches Gebilde des Ramus. Bei der Juvenil- und Adultfeder aber liegen die Radien, trotz ihrer Torsion, flächig in der Ebene und nur ein kleiner Teil der Radien ist etwas nach ventral gerichtet.

9. Die Differenzierungshöhe der Dunenzellen schreitet von der Erstlingsfeder zur Juvenilfeder und noch weiter zur Adultfeder fort. Die extremsten Zellformen befinden sich an der Basis der Adultfeder.

10. Mit dem Evolutionsschritt von der Stufe einer *Megapodius*-Erstlingsfeder zur Nestlingsdune von *Perdix p.* vollzieht sich

nicht eine weitere Differenzierung der Zellen, sondern eine Vereinfachung.

D. Beim Vergleich von Konturfedern aus verschiedenen Körperregionen ergab sich eine Grundform der Konturfeder, die sich in 4 verschiedene Teile gliedert:

- a) distale reine Fahnenrami;
- b) Fahnen/Dunenrami;
- c) pigmentierter innerer Dunenteil;
- d) unpigmentierter basaler Dunenteil.

1. Diese Grundstrukturen ändern sich in all den verschiedenen Körperregionen nicht. Was sich umgestaltet, ist die äussere Form der Feder und der Anteil des Fahnenteils, Sichtbarkeitsbereiches und Dunenteils, je nach der Funktion, die die Feder besitzt.

2. Eine besondere Umgestaltung der Feder finden wir bei den Schwanzfedern. Sie sind zur Büscheldune umgewandelte Konturfedern mit spezieller Radienstruktur des Bürzels und stellen einen Übergang zu den Büscheldunen der Hühnervögel dar.

E. Aus den Untersuchungen haben sich verschiedene Elemente des Federaufbaus ergeben. An der Erstlingsfeder von *Megapodius freyc. r.* finden wir die eigentlichen Grundformen der Radienstruktur ausgebildet, die für die Begriffsbildung entscheidend sind und von denen sich die weiteren Differenzierungen ableiten lassen.

1. Wir gliedern den Radius in Pennulum, Differenzierungszellen und Basalstück. Diese undifferenzierte Radiusform bezeichnen wir als primär.

2. Aus den Differenzierungszellen bilden sich später die Hamuli und Ventralzahnzellen, ebenso die Zellen mit den Widerlagern.

3. Diese Radien mit den speziell ausgebildeten Festigkeitsstrukturen bezeichne ich als sekundäre Bildungen, die aber für die Ausbildung eines Fahnenteils und des Sichtbarkeitsbereiches nicht notwendig sind.

4. Als 2. Variante, die von dem primären undifferenzierten Radius als sekundäre Form abzuleiten ist, finden wir den Dunenradius. Als einfachste Form der Dunenzelle betrachte ich diejenige ohne jegliche Fortsätze, von der aus sich alle weiteren

komplizierten Dunenzellen weiter differenzieren. Der Dunenradius ist also eine ebenso spezialisierte Radienform, wie der Haken- und Bogenradius.

F. Als Grundform oder Morphotypus einer Deckfeder ist die Megapodius-Erstlingsfeder zu betrachten, von der wir die Juvenil- und Adultfeder einerseits ableiten können und anderseits die Nestlingsdune.

1. Wir bezeichnen die Nestlingsdune nicht mehr als Neoptil und die Juvenilfeder nicht mehr als Teleoptil, die beide zusammen ein Federindividuum darstellen, sondern die Nestlingsdune ist wie die Erstlingsfeder von Megapodius eine selbständige und die erste Federgeneration.

ABKÜRZUNGEN

Ue	= Uebergangszelle
Z	= Zelle
Ra	= Radius
T	= Torsion
DR	= Dunenramus
IPK	= Pulpakappe der Juvenilfeder
IR	= Rami der Juvenilfeder
DSp	= Spule der Dune
TR	= deutliche Trennungslinie zwischen Dune und Juvenilfeder
V	= Verbindungsschicht
Sch	= Federscheide
K	= Kiel der ausfallenden Feder
APK	= Pulpakappe der neuen Feder
AR	= Rami der neuen Feder
RFT	= Reiner Fahmenteil
FT	= Fahmenteil
DT	= Dunenteil
Rh	= Schaft oder Rhachis
ASch	= Afterschaft
d.	= Distal
p	= Proximal

VL	=	Ventrallamelle
WL	=	Widerlager
dK	=	dorsale Krempe
P	=	Pennulum
P ₁	=	P ₁ -Zellen
P ₂	=	P ₂ -Zellen
DZ	=	Differenzierungszellen
BSt.	=	Basalstück
JF	=	Juvenilfeder
DF	=	Deckfeder
KD	=	Körperdune

LITERATURVERZEICHNIS

- DE BEER, Sir Gavin. 1956. *The Evolution of Ratites*. Bull. of the British Museum Zoology. 4 (2).
- BLASZYK, P. 1935. *Untersuchungen über die Stammesgeschichte der Vogelschuppen und Federn und über die Abhängigkeit ihrer Ausbildung am Vogelfuss von der Funktion*. I. Morph. Jahrb. 75: 483-567.
- BOAS, J. E. V. 1931. *Federn, in Handbuch der Vergl. Anatomie der Wirbeltiere*. 1: 565-584.
- BROMAN, J. 1941. *Über die Entstehung und Bedeutung der Embryonal-dunen*. Gegenbaurs Jahrb. 86: 141-217.
- BURCKHARDT, D. 1954. *Beitrag zur embryonalen Pterylose einiger Nesthocker*. Rev. suisse Zool. 61 (4): 551-633.
- CHANDLER, 1916. *A Study of the structure of feathers with reference to the taxonomic significance*. Univ. of California Publ. 13: 243-446.
- CHANDLER, A. C. 1914. *Modifications and adaptations to funktion in the feathers of Circus hudsonius*. Univ. Calif. publ. Zool. 11: 329-376.
- CUVRIER, F. 1826. *Observations sur la structure et le développement des plumes*. Mém. du Mus. d'hist. nat. XIII: 327-368.
- DAVIES, H. R. 1888. *Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehung zu anderen Integumentbildungen*. Morph. Jahrb. 14 (2): 369-371.
- DWIGHT, Jr. 1902. *Plumage-cycles and the relation between plumages and moults*. Auk. 19: 248-255.
- EWART, J. Cossar. 1921. *The Nestling Feather of the Mallard, with observations on the Composition, Origin and History of Feathers*. Proc. Zool. Soc. London. 609-642.

- FATIO, V. 1866. *Des diverses modifications dans les formes et la coloration des plumes*. Mém. de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève XVIII (2): 1-60.
- FRANK, F. 1939. *Die Färbung der Vogelfeder aus Pigment und Struktur*. Journ. f. Ornithol. 87 (3): 426-523.
- FRAPS, R. und JUHN. 1936. *Development analysis in plumage*. II. *Plumage configuration and mechanism of feather development*. — and Juhn. 1936b. III. *Field functions in the breast tracts*, p. 378-406. Physiol. Zool. 9: 319-375.
- FRIELING, H. 1936. *Das Federkleid*. Zeitschrift für Kleintierkunde und Pelztierkunde. 12. Jahrg. Juli, Heft 4.
- GERBER, A. 1939. *Die embryonale und postembryonale Pterylose der Alectoromorphae*. Rev. suisse Zool. 46: (7): 161-324.
- GÖHRINGER, R. 1951. *Vergleichende Untersuchungen über das Juvenil- u. Adultkleid bei der Amsel und beim Star*. Rev. suisse Zool. 58 (2) n° 6: 279-358.
- GRAGERT, R. 1925. *Die Eigentümlichkeiten des Federkleides bei dem Haushuhn, Truthuhn, Rebhuhn, Fasan und der Taube*. Arch. F. Naturgesch. Jahrg. 90 A (7):1-21.
- GREITE, W. 1934. *Die Strukturbildung der Vogelfeder und ihre Pigmentierung durch Melanine*. Z. f. Zool. 145:283-336.
- HEINROTH, O. und M. 1928. *Die Vögel Mitteleuropas*. Hugo Bermühler Verlag, Berlin-Lichterfelde.
- HEINRICH, G. 1956. *Vögel v. Halmahera u. Batjan (Megapod. freyc.)* Journ. f. Ornith. 97 (1): 39.
- HEMPEL, M. 1931. *Die Abhängigkeit der Federstruktur von der Körperregion, untersucht an Xantholaema rubricapilla*. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 65: 659-737.
- V. HUENE, F. 1914. *Beiträge zur Geschichte der Archosaurier*. Geol. u. Palaeont. Abhandl. 17.
- JONES, L. 1907. *The development of nestling feathers*. Laboratory Bull. 13 Oberlin College 1-18.
- KEIBEL, F. 1896. *Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder*. Ergebn. der Anat. und Entw. 5: 619-719.
- KELSO, L. 1952. *Some fundamentals of the feather*. Biol. Leaflet. n° 58: 1-8, 60: 1-6, 62: 1-2.
- KLEE, 1886. *Bau und Entwicklung der Feder*. Halle'sche Zeitschr. f. Naturwissensch. 59: 110-156.
- KUHN, O. 1932. *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Vogelfeder*. Roux' Arch. Entw. mech. 127: 456-541.
- LAMONT, A. 1925. *On the Development of the Feathers of the Duck during Incubation Period*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 53.
- LANDOIS, H. 1888. *Das Dunennestkleid der Vögel besteht nicht aus Dunen*. Zool. Anz. Jahrg. 11: 703.
- LILLIE'S. 1952. *Development of the Chick*. New York, Henry Holt and Company.

- LINSDALE, J. M. 1936. *Coloration of downy young birds and of nestlings*. Condor 38: 111-117.
- LOWE, P. R. 1933. *On the primitive Characters of the Penguins and their Bearing in the phylogeny of Birds*. Proc. Zool. Soc. London: 483-538.
- MAYAUD, N. 1945. *Evolution du plumage et maturité du soma*. Rev. scientif. 1944: 359-364.
- MAYR, E. 1938. *Birds Collected during the Whitney south Sea Expedition XXXIX. Notes of New Guinea Birds IV Megapodidae*. The American Museum Novitates n° 1006: 1-16.
- MEIJERE, J. C. H. De. 1895. *Über die Federn der Vögel insbes. über ihre Anordnung*. Morph. Jahrb. 23: 562-591.
- NITZSCH, Ch. L. 1806. *Pterographische Fragmente über die merkwürdige Gestalt und Buntheit des Flaums*. Voigts Magazin f. Naturkunde, Weimar, 11: 393-417.
- PENQUITE, R., R. B. THOMPSON and V. G. HELLER. 1946. *Plumage Development in Chickens*. Poultry sci. Menaska 25: 13-16.
- PERNITZA, E. 1871. *Bau und Entwicklung des Erstlingsgefieders, beobachtet am Hühnchen*. Sitzungsber. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, 63 (2): 439-449.
- PORTMANN A. 1938. *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel*. Revue Suisse 45 (6): 273-348.
- 1935. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem*. Acta Biotheoretica: 59-89.
- 1948a. *Die Tiergestalt*. Basel.
- 1948b. *Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere*. Basel.
- 1954. *Die postembryonale Entwicklung der Vögel als Evolutionsproblem*. Acta XI Congr. Int. Orn.: 138-151.
- PYCRAFT, W. P. 1898. *A contribution towards our knowledge of the Morphology of the Owls L*. Transact. Linnean Soc. of London VII: 223-275.
- 1907-08. *Nestling Birds an some of the Problems they present*. British Birds 1: 102-106, 129-132, 162-167; *Palaeognathae and Neognathae*. Trans. Zool. Soc. London, 15: 150-290.
- RIDDLE, O. 1908. *The Course of Production of Down and other down like Structures in the Plumage of Birds*. Bull. Biol. XIV: 163-175.
- SAGER, E. 1955. *Morphologische Analyse der Musterbildung beim Pfauenrad*. Rev. suisse Zool. 62 (2): 25-127.
- SCHAUB, S. 1912. *Die Nstdunen der Vögel und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Feder*. Verh. d. Naturf. Ges. XXIII, Basel: 1-52.
- 1914. *Das Gefieder von Rhinocetus jubatus und seine postembryonale Entwicklung*. Neue Zeits. d. Schweiz. Naturf. Ges. 11: Abh. 2.

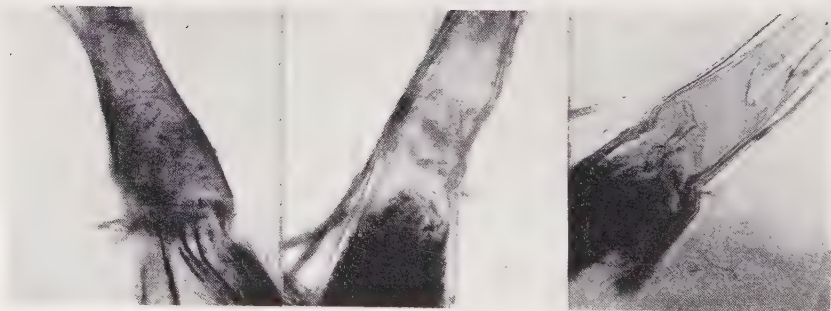
- SICK, H. 1937. *Morphologisch-funktionelle Untersuchungen über die Feinstruktur der Vogelfeder*. Journ. F. Orn. 85 (2): 207-327.
- STEINER, H. 1919. *Das Problem der Diastaxie des Vogelflügels*. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 55 (2/3): 221-496.
- STRESEMANN, E. 1927-1934. *Aves*. in Kükenthal-Krummbach, in *Handbuch d. Zool.* VII: 2. Hälfte. Berlin-Leipzig.
- STUDER, Th. 1873. *Die Entwicklung der Feder*. Inauguraldiss. Bern.
- 1877. *Beiträge zur Entwicklung der Feder (Pinguin u. Megapodius)*. Z. f. wiss. Zool. XXX: 421-436.
- TUCKER, B. W. 1938. *Functional Evolutionary Morphology: The Origin of Birds*: 321-336.
- VOGEL, Alfred. 1953. *Zur Feinstruktur von Ramis*. Diss. Rth. 1953 od. 1954. Zürich.
- WATTERSON, R. L. 1942. *The morphogenesis of down feather with special reference to the development history of melanophores*. Physiol. Zool. Chicago 15: 234-262.
- WETHERBEE, D. K. 1957. *Natal plumages and downy pteryloses of passerine birds of North America*. Bull. of the American Museum of Natural History. 113 (5): 345-436.
- WIEDERSHEIM, R. 1883/84. *Die Stammesgeschichte der Vögel*. Biol. Zentralbl. III: Erlangen.
- WOITKEWITSCH, A. A. 1934. *Weitere Beiträge zur Frage der Bedeutung des Federbalgs für die sich entwickelnde Feder*. Biol. Zbl. 54: 561-566.
-



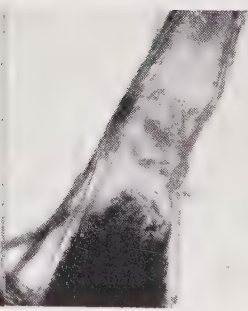
a)



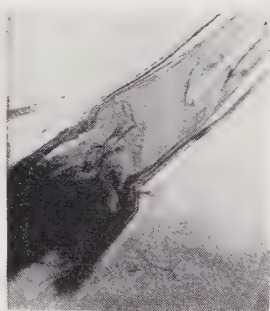
b)



c)



d)



e)

TAFEL I.

Photographien von Totalpräparaten der Übergangszone.

a) *Perdix p.*: adulte Mauser; b) *Perdix p.*: Dune-Juvenillfeder;
c) *Gallus domesticus*; d) *Caccabis rufa*; e) Rhode Island Huhn.



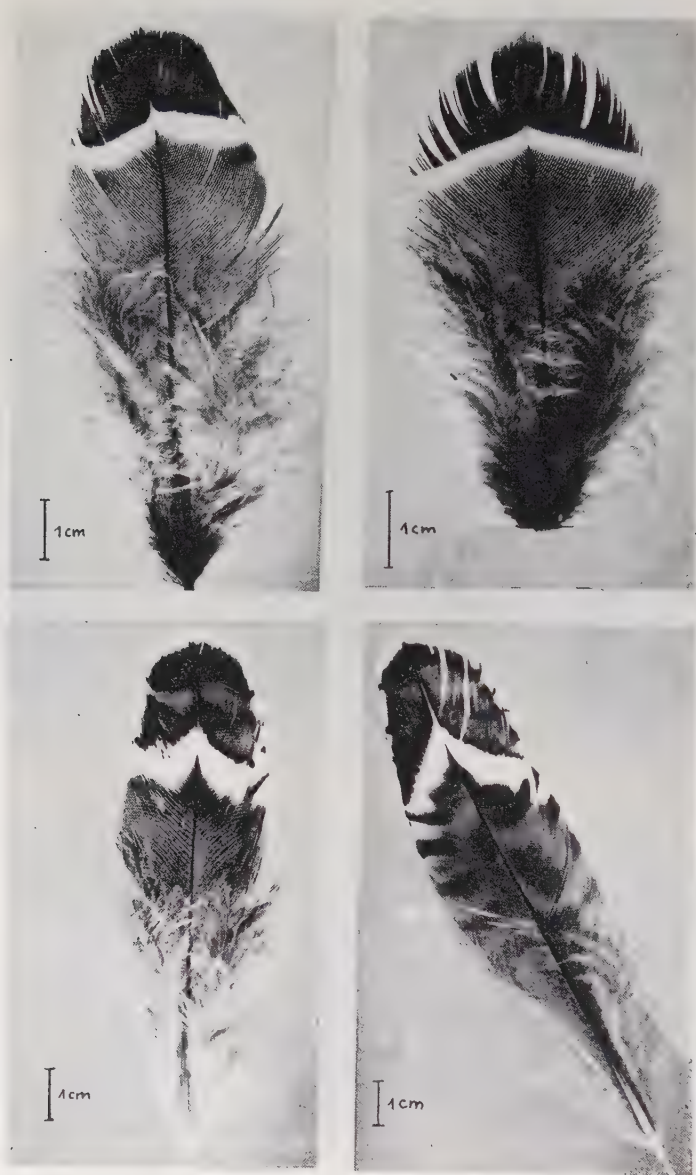
a)



b)

TAFEL II. — *Megapodius freyc. r.*

a) Erstlingsfeder; b) Adultfeder.



TAFEL III. — *Lipoa ocellata*.
Flügeldeckfeder.



a)



b)

TAFEL IV. — *Lipoa ocellata*.
a) Rückenfeder; b) Brustfeder.

